

Arbeit aus dem Institut für Angewandte Genetik
der Freien Universität Berlin

**HERSTELLUNG EINES IM
HETEROCHROMATINGEHALT
REDUZIERTEN ALLOPLASMATISCHEN
ROGGENS (Roggen im Weizenplasma)**

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DEM FACHBEREICH BIOLOGIE
DER
FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

von
Dipl.-Biol. Cornelia Lehmann
aus Berlin
1985



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548822_0024

Arbeit aus dem Institut für Angewandte Genetik
der Freien Universität Berlin

HERSTELLUNG EINES IM HETEROCHROMATINGEHALT REDUZIERTEN
ALLOPLASMATISCHEN ROGGENS (Roggen im Weizenplasma)

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DEM FACHBEREICH BIOLOGIE
DER
FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

von

Dipl.-Biol. Cornelia Lehmann
aus Berlin

1 9 8 5

Eingereicht am: 11. 6. 1985

Referenten:

1. Prof. Dr. K.-D. Krolow
2. Priv. Doz. Dr. M. D. Sacristan

Tag der mündlichen Prüfung: 16. 7. 1985

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	6
2. Material und Methoden	11
2.1 Material	11
2.2 Methoden	12
2.2.1 Behandlung mit Röntgenstrahlen	12
2.2.2 Cytologische Ergebnisse des Vorversuches	13
2.3 Cytologische Methoden	15
2.4 Indirekte Bestimmung der chromosomalen Zusammensetzung der effektiven Gameten durch Rückkreuzung	16
3. Ergebnisse	17
3.1 Herstellung der F_1	17
3.2 Fertilitätsuntersuchungen	18
3.2.1 Keimfähigkeit, Überlebensrate und Fertilität der F_1	18
3.2.2 Keimfähigkeit, Überlebensrate und Fertilität der F_2 und F_3	20
3.3 Cytologische Effekte der Bestrahlung der F_1 -Pflanzen	20
3.4 Abregulierung der Chromosomenzahlen	27
3.5 Indirekte Bestimmung der chromosomalen Zusammensetzung der effektiven Gameten der F_1 -Pflanzen	28
3.6 Untersuchung des Giemsa-Bandenmusters der F_2 - und F_3 -Pflanzen	36
3.6.1 Karyogramme der Ausgangslinien und der Kontrolllinien	38
3.6.2 Karyogramme der Nachkommen der bestrahlten F_1	41

	Seite
3.7	Untersuchung der Meiose 104
3.7.1	Untersuchung der Metaphase I der F_1 -Pflanzen 104
3.7.2	Untersuchung der Metaphase I der F_2 -Pflanzen 108
3.7.2.1	Untersuchung der Paarungshäufigkeit zwischen Weizen- und Roggen- chromosom in der F_2 113
3.7.3	Untersuchung der Metaphase I der F_3 -Pflanzen 115
3.7.4	Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums 117
3.7.4.1	Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums der F_1 117
3.7.4.2	Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums der F_2 118
3.7.4.3	Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums der F_3 119
4.	Diskussion 120
4.1	Herstellung des alloplasmatischen Roggens 120
4.2	Abregulierung der Chromosomen- zahlen 121
4.3	Proben der Sicherheit der Identifizierung einzelner Chromo- somen durch Giemsa-C-Technik 124
4.4	Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen 126
4.4.1	Reduktion von Heterochromatin 126
4.4.2	Variation des Heterochromatingehalts der Roggenchromosomen in Triticale 130

4.5	Einfluß des Heterochromatins der Roggentelomeren auf die Kornentwicklung bei Triticale	133
4.6	Meiose	137
4.6.1	Paarungen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen	140
4.6.2	Spontane Multivalentbildung innerhalb des Roggen-genoms	142
5.	Zusammenfassung	144
6.	Literaturverzeichnis	146

1. EINLEITUNG

In der Triticalezüchtung wurden in letzter Zeit große Fortschritte gemacht, so daß zur Zeit nach Schätzung des CIMMYT weltweit ungefähr 750000 ha Triticale angebaut werden. In den letzten 20 Jahren wurden 40 Triticalevarietäten in 11 Ländern angebaut, die meisten davon seit 1979 (CIMMYT 1983).

Folgende Sorten von größerer Bedeutung wurden zugelassen: 'Rosner' 1969 und 'Welsh' in Canada, 'Coorong' 1980 in Australien (GUPTA und PRIYAR-DASHAN 1982), 'Venus' 1981 und 'Currency' 1983 in Australien; 'Lasko' und 'Grado' 1984 in Polen; 'Mizar' 1980 in Italien, sowie 'Clercal' 1980 in Frankreich (ZIEGLER 1985).

In Westdeutschland sind aktuell vom Bundessortenamt zugelassen: 'Bokolo' seit 1969, 'Lasko' seit 1982 und 'Lokal' seit 1983. Über 30 weitere Triticalesorten sind zur Zeit beim Bundessortenamt angemeldet (BLATT FÜR SORTENWESEN 1984).

Trotzdem bringt Triticale in der wirtschaftlichen Nutzung immer noch schwerwiegende Probleme der Sterilität mit sich, was sich in der "Schartigkeit" der Ähren äußert. Auch das Endosperm wird häufig nur mangelhaft ausgebildet, was in der Reife zu Schrumpfkörnern führt. Durch diese Mängel wird einerseits das Ertragspotential von Triticale nicht voll ausgeschöpft, andererseits ist die Mehlsqualität der Schrumpfkörner so schlecht, daß Triticale bisher nur als Futtergetreide angebaut werden kann.

Eine Reihe von Autoren meint, daß für diese Probleme die Heterochromatinblöcke an den Chromosomenenden der Roggenchromosomen (telomerisches Heterochromatin) verantwortlich seien. Bennett und andere Autoren haben durch cytologische Untersuchungen an 6x- und 8x-Triticale und auch an bestimmten Weizen-Roggen-Substitutionslinien gezeigt, daß sowohl die mitotischen als auch die meiotischen Störungen der Triticale zu einem Teil von den Heterochromatinblöcken der Roggentelomeren verursacht werden.

THOMAS und KALTSIKES (1974), MERKER (1976) und SCHLEGEL (1980) haben festgestellt, daß es einen Zusammenhang zwischen Heterochromatingehalt und -verteilung auf der einen Seite und dem Prozeß, der die Chromosomenpaarung einleitet, auf der anderen Seite gibt.

Eine Ursache der cytologischen Instabilität von Triticale, die partielle Sterilität (Schartigkeit) zur Folge hat, wird darin gesehen, daß im genetischen und plasmatischen Hintergrund von 6x- und 8x-Triticale die Roggenchromosomen die Meiosis schneller als im Originalroggen durchlaufen und sich damit der Meiosisdauer des Weizens anpassen. Man kann daher annehmen, daß die spätreplizierenden heterochromatischen DNA-Bereiche an den Telomeren der Roggenchromosomen einen Einfluß auf das Einsetzen der Homologenpaarung während des Leptotäns haben. Eine Überlappung zwischen der Replikationsphase der Roggentelomeren und dem Beginn der Homologenpaarung könnte erklären, warum Roggenchromosomen im Triticale Paarungsschwierigkeiten haben.

Bennett hat sich in mehreren Arbeiten mit dem Problem befaßt und einen eindeutigen Zusammenhang zwischen Störungen der Mitosen während der frühen Endospermentwicklung und dem Auftreten von Schrumpfkörnern während der Reife bei 6x- und 8x-Triticale festgestellt (BENNETT 1974, 1977, 1980).

Er untersuchte das Endosperm vom 1. - 5. Tag nach der Befruchtung und stellte fest, daß häufig Brücken zwischen den Kernen des Coenoblasten bestehen bleiben, die die Interphase überdauern, da im coenocytischen Stadium keine Zellwände gebildet werden, bevor nicht 1000 - 2000 Zellkerne entstanden sind (BENNETT 1981). Diese Brücken führen zur Entwicklung von Kernen mit abnorm hohen DNA-Gehalten; und zwar ist der DNA-Gehalt umso höher, je früher die ursprüngliche Brücke gebildet wurde. Wird dann das Stadium der Zellwandbildung erreicht, werden solche Endospermen, deren Kerne das 128-, 256- oder 512fache des normalen DNA-gehaltes enthalten, abortiert. Dies führt zu Sterilität bei Triticale. Setzt die Brückenbildung später ein, so enthalten die Kerne ebenfalls ein Vielfaches des normalen DNA-Gehaltes, aber weniger als oben erwähnt.

Solche Endospermgebiete werden partiell abortiert, was zu Schrumpfkörnern führt.

Diese Brückenbildung in der Endospermentwicklung, die eine Ursache für Sterilität und Schrumpfkörner ist, wird höchstwahrscheinlich durch das Heterochromatin an den Telomeren der Roggenschromosomen verursacht. BENNETT (1977) hat an Weizen-Roggen-Additionslinien "Holdfast"-Weizen mit zusätzlichen "King II"-Roggenschromosomen) mit Hilfe der Giemsa-Färbemethode gezeigt, daß es die Roggenschromosomen sind, die durch ihr Unvermögen, sich in der Anaphase der Mitose zu trennen, die Brückenbildung verursachen. Bennett konnte außerdem modifizierte Weizen-Roggen-Additionslinien untersuchen, die im Bereich der telomerischen Heterochromatinbanden Deletionen aufwiesen. Diese modifizierten Linien zeigten wesentlich weniger Brückenbildung als die Vergleichslinien, was ein guter Beleg für die These ist, daß das endständige Heterochromatin des Roggens zu Brückenbildungen führt. Außerdem bildeten diese modifizierten Linien weniger Schrumpfkörner.

Auf der Basis dieser Erkenntnisse wurde insbesondere von Bennett der Vorschlag gemacht, einen heterochromatinarmen Roggen für die Triticalezüchtung herzustellen.

Um dieses Ziel zu erreichen, sollte im Roggen und im Triticale nach modifizierten Roggenschromosomen, die Deletionen im Bereich des endständigen Heterochromatins tragen, gesucht oder durch Mutagenen produziert werden, und solche Chromosomen dann in einem neuen Triticale miteinander kombiniert werden.

Bennett und Gustafson (BENNETT 1980, 1981) hatten sich sogar das Ziel gesetzt, die DNA-Menge des Roggengenoms im Triticale um 18 % zu reduzieren. Das heißt, sie wollten das gesamte telomerische Heterochromatin des Roggens entfernen. Nach BEDBROOK et al. (1980) macht dieses etwa 18 % der DNA-Menge des Roggens aus. Sie hielten dieses Ziel für realisierbar, denn durch Deletionen des Heterochromatins von drei Telomeren ist es gelungen, die DNA-Menge des Roggengenoms um 4 - 5 % zu reduzieren (BENNETT 1980).

Darüber hinaus schätzte Bennett dieses Zuchtziel als relativ unproblematisch ein, weil das telomerische Heterochromatin des Roggens nur einige wenige Familien hochrepetitiver DNA-Sequenzen trägt (FLAVELL 1981, BENNETT 1980) und somit keine Selektion in bezug auf den genetisch aktiven Bereich des Genoms betrieben werden brauchte. Diese Selektion hätte nur das Ziel, einen verbesserten Karyotyp herzustellen, der sich in Mitose und Meiose weniger gestört verhält.

Spätere Untersuchungen zeigten aber, daß sich die Effekte der Entfernung von Heterochromatinblöcken nicht wie erwartet addieren. Die Resultate der Arbeit von GUSTAFSON et al. (1984a) weisen auf die Möglichkeit hin, daß die Entfernung großer Blöcke telomerischen Heterochromatins von den Roggenchromosomen im Triticale-Hintergrund nur so lange einen deutlich positiven Effekt auf die Endosperm bildung hat, bis eine bestimmte Menge Heterochromatin erreicht ist. Wenn der Gehalt an Heterochromatin auf 7 - 9 % reduziert ist, beginnen anderen Faktoren, wie kerngenetische und cytoplasmatische, eine wichtigere Rolle zu spielen, während die positiven Effekte der Heterochromatinvarianten begrenzt werden auf Veränderungen bei bestimmten Chromosomen.

Auch die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Aufgabe, einen im Heterochromatingehalt reduzierten Roggen herzustellen, was sowohl durch Deletionen von Roggenheterochromatin als auch Translokationen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen erreicht werden kann. Hierbei geht es aber um einen Roggen im Weizenplasma - einen Alloroggen.

Alloroggen ist möglicherweise besser zur Triticale-Herstellung geeignet als normaler Roggen, denn aus diesem Material können Roggengenotypen, die mit Weizenplasma gut interagieren können, selektiert werden. Auf diese Weise könnte man ein Roggenmaterial gewinnen, das an Weizenplasma adaptiert ist und bei der Triticale-Herstellung schneller bessere Ergebnisse ermöglicht als normaler Roggen (KROLOW 1974).

Bisher ist mit Alloroggen erst wenig gearbeitet worden. LEIN (1948) gelang es als erstem, Alloroggen herzustellen. Später berichteten SASAKI (1959), LACADENA (1967), RIGIN (1976), SZIGAT und KISTNER (1976), JAISER-GERLACH (1979), CAUDERON und BERNARD (1980), sowie SZIGAT (1980) über die Herstellung von Alloroggen.

Übereinstimmend stellten alle Autoren fest, daß Alloroggen oft kleistogames Blühverhalten zeigt, mit steckenden Antheren blüht und einen relativ hohen Prozentsatz an Selbstbefruchtung aufweist.

Wie ingezüchteter Roggen hat Alloroggen kürzere Halme und eine gegenüber Normalroggen verzögerte Entwicklung, wie späteren Blühtermin und spätere Reife. Der Ertrag ist geringer, was durch Faktoren wie geringere Bestockungsneigung, kürzere Ährenlänge, geringere Stufenzahl und niedrigeres Tausendkorngewicht verursacht wird. Auch die Fertilität ist deutlich reduziert. Nach KROLOW (mündliche Mitteilung) kann Alloroggen nur 60 % des Ertrages von Normalroggen erreichen.

Diese Probleme machen Alloroggen wenig attraktiv für die praktische Roggenzüchtung. Allerdings weisen die alloplasmatischen Roggenlinien für diese Merkmale eine breite Variabilität auf, so daß es möglich ist, gute Linien zu selektieren.

Für die Züchtungsforschung wäre die Möglichkeit, einen selbstfertilen Roggen zu züchten, interessant, wie schon von LEIN (1948) festgestellt wird. Auch käme Alloroggen als Quelle männlicher steriler Formen für die Roggen-Hybrid-Züchtung in Betracht, was von LACADENA (1967) und SZIGAT (1980) diskutiert wird.

Weiterhin gibt es die schon oben angesprochene Möglichkeit, Alloroggen als besser an Weizenplasma adaptiertes Material in der Triticale-Herstellung einzusetzen.

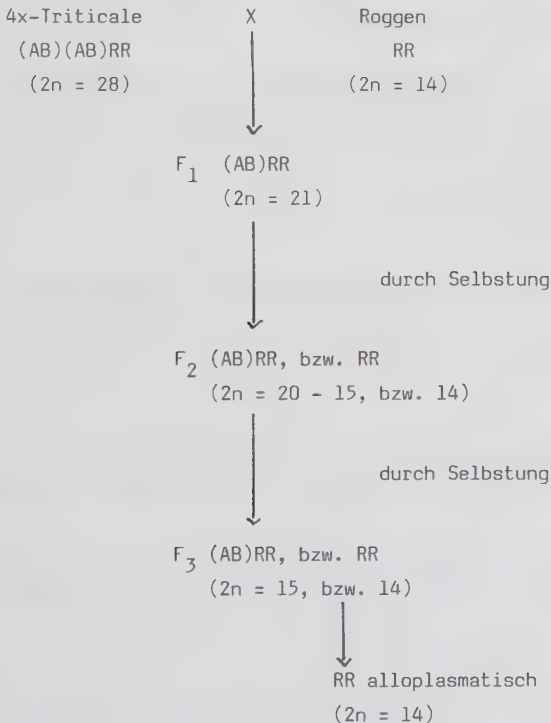
Mit der vorliegenden Arbeit sollte ein Material hergestellt werden, daß es ermöglicht, diesen Vorteil mit dem Vorzug von heterochromatinarmen Roggenchromosomen für die Triticale-Herstellung zu kombinieren.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Material

Um einen alloplasmatischen Roggen herzustellen, wurde 4x-Triticale ($2n = 28$ Chromosomen) mit Roggen ($2n = 14$ Chromosomen) gekreuzt. Die F_1 -Pflanzen hatten $2n = 21$ Chromosomen (14 Roggen- und 7 Weizenchromosomen) und regulierten ihre Chromosomenzahl in F_2 und F_3 auf $2n = 14$ Roggenchromosomen ab, womit ein Roggen im Weizenplasma, nämlich dem Plasma des Weizens der Triticale-Mutterlinie, entstanden ist.

Kreuzungsschema



Als Kreuzungseltern wurden in der vorliegenden Arbeit verschiedene 4x-Triticalelinien und alloplasmatische Roggenlinien aus dem Sortiment von Professor Krolow verwendet.

Gekreuzt wurde mit den Triticalelinien Trc 4x/3, Trx 4x2/6, Trx turg 36x4x4x/2 und Trx MTIII/25x4x2x/9 mit dem Plasma von *Triticum turgidum*, sowie mit der Triticalelinie Trx 211x4x2/9 mit dem Plasma von *Triticum aestivum*.

Bestäubt wurde mit den Roggenlinien FR16, FR11, FR13 und FR17.

2.2 Methoden

2.2.1 Behandlung mit Röntgenstrahlen

An den F_1 -Hybriden sollten Chromosomenbrüche und -translokationen ausgelöst werden, um Austausch zwischen den 14 Roggen- und den 7 Weizenchromosomen zu erzielen und um Deletionen an den Roggenchromosomen zu verursachen, die gezielt die heterochromatischen Chromosomenbanden verringern oder eliminieren sollten.

Zu diesem Zweck sind physikalische Mutagene wie Röntgenstrahlen, γ -Strahlen oder Neutronstrahlen geeignet, da sie hohe Raten von Chromosomenmutationen im Vergleich zu anderen Mutationen induzieren (NILAN 1981).

Da die Möglichkeit bestand, eine Röntgenanlage zu benutzen, wurden aus praktischen Erwägungen Röntgenstrahlen als mutagenes Agens gewählt.

Zur Feststellung einer geeigneten Strahlendosis wurden an Triticale-Mutterlinien 1980 Vorversuche durchgeführt. Dazu wurden die Samen 12 h vorgekeimt und mit verschiedenen Röntgendosen bestrahlt.

Die Bestrahlung wurde mit einer Philips MG 160 Röntgenanlage (100 kVp, 28 mA, 1,7 mm Aluminium-Filter) vorgenommen. Die Dosis ergab sich aus der Bestrahlungszeit:

1 Minute	≈	2 kR
2,5 Minuten	≈	5 kR
5 Minuten	≈	10 kR
10 Minuten	≈	20 kR
20 Minuten	≈	40 kR
30 Minuten	≈	60 kR

Es wurden jeweils 25 vorgequollene Samen in eine Bestrahlungskammer gelegt. Geprüft wurde die Wirkung von 5 kR, 10 kR, 20 kR, 40 kR und 60 kR auf die Keimungsfähigkeit der Körner. Weiterhin wurde cytologisch untersucht, ob Chromosomenaberrationen ausgelöst worden waren.

Die Bestrahlung mit 5 kR und 10 kR hatte keinen negativen Effekt auf die Keimung, während die höheren Dosisbereiche die Keimung be- und verhinderten.

2.2.2 Cytologische Ergebnisse des Vorversuches

Kontrollen: normale mitotische Metaphasen

5 kR: Metaphasen auswertbar. Es traten Aberrationen wie Chromosomenbruchstücke und dizentrische Chromosomen auf. Morphologisch fiel an einigen Wurzelspitzen auf, daß sie keine ausgeprägte Differenzierungszone zeigten und die Wurzelhaarzone kurz hinter der Kalyptra ansetzte. Diese Dosis eignete sich für den Hauptversuch.

10 kR: Metaphasen auswertbar, aber die Zahl der auswertbaren Metaphasen war reduziert. Diese Dosis ergab die obere Grenze im Hauptversuch.

20 kR: Es gab keine auswertbaren Metaphasen, die Teilungen waren gestört. Morphologisch war an den Wurzelspitzen zu beobachten, daß zwar

eine Kalyptra, aber weder Teilungs- noch Differenzierungszonen erkennbar waren. Direkt hinter der Kalyptra traten sehr lange Wurzelhaare auf. Diese Dosis war zu hoch, da sie die Teilungen unterdrückte.

40 kR und 60 kR: Es gab keine auswertbaren Metaphasen. Das Plasma erschien abnorm "gekörnt". Morphologisch sichtbar war eine sehr schlechte Keimwurzel Ausbildung. Diese Dosisbereiche waren so extrem hoch, daß fast keine Zellteilungen mehr stattfanden.

Aus den Ergebnissen dieser Vorversuche wurde gefolgert, daß 5 kR und 10 kR bei angekeimten Samen gut geeignete Dosisbereiche sind, um Chromosomenbrüche zu induzieren.

2.2.3 Bestrahlung der F_1 -Körner

Da in eine Bestrahlungskammer 25 vorgequollene Samen paßten, wurden die F_1 -Körner zu Serien von je 25 zusammengefaßt, wobei streng nach Abstammung von den verschiedenen Triticale-Mutterlinien getrennt und auf größtmögliche Homogenität innerhalb einer Serie geachtet wurde. Soweit es möglich war, wurden 25 Körner einer Ähre bzw. einer Pflanze ausgelegt.

Vor der Bestrahlung wurden die Samen 12 h vorgequollen. Neben den Serien, die mit 5 kR und 10 kR bestrahlt werden sollten, wurden auch unbehandelte Kontrollen ausgelegt.

Ein Teil des F_2 -Saatgutes, das von bestrahlten Pflanzen abstammte, wurde erneut bestrahlt, so daß auch F_2 -Pflanzen zur Verfügung standen, die in zwei aufeinanderfolgenden Generationen bestrahlt worden waren. Dazu wurden 2 Serien von je 25 Körnern ausgelegt, die nach 12 h Vorquellung mit 5 kR bestrahlt wurden.

2.3 Cytologische Methoden

Mitose und Meiose von F_1 -, F_2 - und F_3 -Pflanzen wurden cytologisch untersucht.

F_1 , Mitose: Die unbestrahlten F_1 -Körner (Kontrolle) wurden 5 Tage auf feuchtem Filterpapier bei Zimmertemperatur angekeimt. Die ca. 2 - 3 cm langen Keimwurzeln wurden abgeschnitten, 3 h mit α -Monobromnaphthalin behandelt und in Äthanol-Eisessig (AE) 3 : 1 fixiert. Gefärbt wurde mit Karminessigsäure (KE). Anschließend wurden Quetschpräparate hergestellt. An diesen Präparaten wurde die Chromosomenzahl festgestellt und geprüft, ob in dem Material spontan Chromosomenaberrationen auftraten.

Die bestrahlten F_1 -Körner wurden im Anschluß an die Bestrahlung wieder in Petrischalen mit feuchtem Filterpapier gelegt und konnten bei Zimmertemperatur weiterkeimen. Die Wurzelspitzen wurden so früh wie möglich abgeschnitten, d. h. sobald sie einen knappen Zentimeter lang waren; in der Regel zwei Tage nach der Bestrahlung. Auf diese Weise sollte erreicht werden, daß die untersuchten Wurzelspitzen nur eine geringe Anzahl von Mitosen durchlaufen. GAUL (1957a + b) beschrieb, daß er in längeren Wurzelspitzen weniger Aberrationen fand als in kurzen, weil die Zellen, die Aberrationen aufwiesen, abstarben oder im Laufe des Wachstums durch ihre langsamere Teilungsrate aus der "Zellpopulation" verdrängt wurden. Die abgeschnittenen Wurzelspitzen wurden ebenfalls 3 h mit α -Monobromnaphthalin behandelt, in AE fixiert, mit KE gefärbt und Quetschpräparate hergestellt. An den Quetschpräparaten wurde untersucht, ob Aberrationen nachzuweisen sind.

F_1 , Meiose: Die Meiose wurde nur an den Kontrollpflanzen untersucht, da von den bestrahlten Pflanzen soviel Saatgut wie möglich geerntet werden sollte. Die Ähren wurden in Carnoy-Lösung (Äthanol-Chloroform-Eisessig 6 : 3 : 1) fixiert, mit KE gefärbt und aus den Antheren Quetschpräparate hergestellt.

F₂ und F₃, Mitose: Die F₂- und F₃-Körner wurden auf feuchtem Filterpapier 5 - 7 Tage angekeimt, die 2 - 3 cm langen Keimwurzeln abgeschnitten, 12 h in Eiswasser behandelt und anschließend in AE fixiert. Gefärbt wurde mit KE. Es wurden Quetschpräparate hergestellt, an denen die Chromosomenzahl ausgewertet wurde. Anschließend wurden die Präparate der Giemsa-Prozedur nach SINGH und LELLEY (1975) unterzogen und die Giemsa-Banden ausgewertet.

F₂ und F₃, Meiose: Für die Auswertung der Meiose wurden Ähren in Carnoy-Lösung fixiert, mit KE gefärbt und aus den Antheren Quetschpräparate hergestellt. An diesen Präparaten wurden Metaphase I, Dyaden- und Tetradenstadium ausgewertet. Die Präparate der Metaphase I wurden zusätzlich der Giemsa-Prozedur nach SINGH und LELLEY (1975) unterzogen, um die Paarung der Chromosomen in den Bivalenten besser auswerten zu können.

Die Meiose der F₂-Pflanzen, die in zwei aufeinanderfolgenden Generationen bestrahlt worden waren, wurde ebenso untersucht.

2.4 Indirekte Bestimmung der chromosomalen Zusammensetzung der effektiven Gameten durch Rückkreuzung

Die F₁-Pflanzen wurden reziprok mit alloplasmatischem Roggen rückgekreuzt. Die R₁-Körner wurden 5 Tage angekeimt, die Wurzelspitzen abgeschnitten, 3 h mit α -Monobromnaphthalin behandelt, in AE fixiert, mit KE gefärbt und zu Quetschpräparaten verarbeitet. An den Präparaten wurden die Chromosomenzahlen der R₁-Pflanzen festgestellt, die nach Abzug der haploiden Chromosomenzahl des Rückkreuzungspartners die Chromosomenzahlen der effektiven Gameten ergaben.

3. ERGEBNISSE

3.1 Herstellung der F_1

Um die F_1 herzustellen, wurden 5 verschiedene 4x-Triticalelinien mit diploidem Alloroggen bestäubt. Die Kreuzungsergebnisse sind in Tabelle 1 dargestellt.

Tab. 1: Herstellung der 4x-Triticale x Roggen - Hybriden

Triticalemutterlinien	Anzahl best. Blüten	Kornzahl	Ansatz in Prozent best. Blüten
Trc 4x/3	1760	1003	56,9
Trc (211x4x2/9)	2914	532	18,3
Trc 4x2/6	995	220	22,1
Trc (turg 36x4x4/2)	404	3	0,7
Trc (MTIII/25x4x2/9)	1448	378	26,1
	7521	2136	28,4

Es zeigte sich, daß die Linie Trc 4x/3 mit 56,9 % Ansatz die beste Kreuzbarkeit mit Alloroggen besitzt. Die Linie Trc (turg 36x4x4/2) hatte einen so geringen Ansatz, daß sie im Versuch nicht weiter verwendet werden konnte. Bleibt diese Linie unberücksichtigt, dann gab die Kreuzung Trx (211x4x2/9) x Alloroggen den geringsten Ansatz (18,3 %). Es ist dies der einzige Triticale mit Aestivum-Plasma.

3.2 Fertilitätsuntersuchungen

3.2.1 Keimfähigkeit, Überlebensrate und Fertilität der F_1

Es wurde untersucht, inwieweit Unterschiede in Keimfähigkeit, Überlebensrate und Fertilität im Material auftreten und welchen Einfluß die Bestrahlung auf das Wachstum der Pflanzen hat.

Tabelle 2 gibt einen Überblick. Vergleicht man die Werte der Kontrollserien der 4 verschiedenen Abstammungen, so zeigt sich, daß die Triticale-Mutterlinien einen großen Einfluß auf Keimungsrate, Überlebensrate und Fertilität haben. Die F_1 von Trc 4x/3 zeigt die besten Werte, während die Nachkommen der anderen 3 Triticalelinien so wenig Saatgut lieferten, daß sie im Versuch nicht weitergeführt wurden.

Die Röntgenbestrahlung hat die Keimfähigkeit nicht stark reduziert, allerdings ist mit steigender Röntgendosis die Überlebensrate reduziert worden. Das heißt, daß die akute Bestrahlung der Samen einen negativen Effekt auf die gesamte Vegetationsperiode der Pflanzen hatte. Während die Kontrollpflanzen einheitlich aufwuchsen und relativ gleichzeitig ins 2- und 3-Blattstadium übergingen, gaben die bestrahlten Pflanzen ein uneinheitliches Bild. Einzelne Pflanzen entwickelten sich ungestört wie die Kontrollpflanzen, aber ein großer Teil zeigte Störungen und blieb im Wachstum zurück. Viele Pflanzen kamen nicht über das 2-Blatt-Stadium hinaus und gingen ein.

Tabelle 2 zeigt weiter, daß eine Bestrahlung mit 5kR den Prozentsatz der fertilen Pflanzen nicht reduziert, daß aber eine Bestrahlung mit 10 kR den Prozentsatz der fertilen Pflanzen so stark reduziert, daß man schlußfolgern kann, daß die Bestrahlung mit 10 kR für den Versuch zu stark war. Von 50 bestrahlten Pflanzen der F_1 von Trc 4x/3 konnte z. B. nur 1 Korn geerntet werden.

Tab. 2: Keimfähigkeit, Überlebensrate und Fertilität der F₁

Triticale-Mutterlinien	Anzahl Körner ausgel. gek.	Keim- fähigkeit %	Überlebende Pfl. z. Z. d. Ernte Anzahl	Fertile Pfl. Anzahl	Fertile Pfl. %	Kornzahl der Hauptähren der fertilen Pflanzen	
						Gesamtzahl	Ø Kornzahl
Trc 4x/3 Kontrollen	75	100	66	22	29,3	45	2,0
	bestrahlt mit 5 kR	98	72	33	33	145	4,4
	10 kR	46	12	1	2	1	1
Trc (211x4x2/9) Kontrollen	250	14,8	29	1	0,4	1	1
	bestrahlt mit 5 kR	19	13	1	0,6	2	1
	10 kR	4	2	-	-	-	-
Trc 4x2/6 Kontrollen	75	24	12	2	2,7	3	1,5
	bestrahlt mit 5 kR	38	22	2	1,6	4	2
	WTIII/25x4x2/9) Kontr.	14	9	0	-	-	-
Trc (WTIII/25x4x2/9) Kontr.	75	18,7	9	3	2	3	1
	bestrahlt mit 5 kR	23	9	-	-	-	-
	10 kR	4	0	-	-	-	-

3.2.2 Keimfähigkeit, Überlebensrate und Fertilität der F_2 und F_3

Diese Untersuchungen wurden nur an Nachkommen der Mutterlinie Trc 4x/3 durchgeführt. Aus den Tabellen 3 und 4 geht hervor, daß Keimungsrate, Überlebensrate und Fertilität im Laufe der Generationen besser wurden, was sowohl für die Kontrollserien als auch für die Nachkommen der bestrahlten F_1 gilt. Allerdings ist die Fertilität der Nachkommen bestrahlter F_1 noch in der F_2 gegenüber den Kontrollen reduziert. In der F_3 dagegen sind die Werte der Nachkommen bestrahlter Pflanzen besser als die der Kontrolllinien, was an einer stärkeren Selektion bei den Nachkommen der bestrahlten Pflanzen liegen könnte, indem vor allem die vitalsten Pflanzen Ansatz hatten. Es ist auch möglich, daß es sich hier lediglich um einen Effekt handelt, der durch ungleiche Stichproben entstanden ist.

3.3 Cytologische Effekte der Bestrahlung der F_1 -Pflanzen

Bei der Untersuchung der Kontrollserien wurden ausschließlich Pflanzen mit $2n = 21$ Chromosomen, die keine Aberrationen zeigten, gefunden (Abb. 1). Die bestrahlten Serien wiesen jeweils einen großen Prozentsatz von Metaphaseplatten auf, an denen der Effekt der Röntgenstrahlen durch Auftreten von chromosomalen Aberrationen nachweisbar war.

Tabelle 5 zeigt anschaulich, daß mit steigender Strahlendosis der Anteil der Zellen mit Aberrationen drastisch zunahm.

Die einzelnen Wurzelspitzen der bestrahlten Pflanzen zeigten so viele verschiedene Schädigungen, daß es sinnvoll war, die ausgewerteten Metaphaseplatten einer ganzen Serie zusammenfassen und prozentual den Anteil der normalen (ohne grobe erkennbare Schäden) und der geschädigten Metaphaseplatten anzugeben. Die Schädigungen, die erkennbar waren, betrafen Fragmente, dizentrische Chromosomen, Ringchromosomen und Chromosomen, die durch die Strahlenwirkung fusioniert waren. Einige Male waren Fragmente aus dem Chromosomenzyklus der Zelle geraten. Dieses Phänomen wird als

PCC (premature chromosome condensation), d. h. als vorzeitige Chromosomenkondensation bezeichnet.

Sehr oft hatte eine Zelle gleich mehrere Schädigungen gleichzeitig aufzuweisen, z. B. mehrere Fragmente, dizentrische Chromosomen und zusätzliche Fragmente oder mehrere dizentrische Chromosomen. Dieses Phänomen trat besonders stark bei den Serien, die mit 10 kR bestrahlt worden waren, auf (Abb. 2 bis Abb. 8).

Brückenbildungen wurden nicht beobachtet, was wahrscheinlich daran lag, daß die Zellen vor der Fixierung schon mehrere Zellzyklen durchlaufen hatten.

Tab. 5: Cytologisch nachweisbare Auswirkung der Röntgenstrahlen auf die Mitose der F_1

Serie	Anzahl untersuchter Metaphaseplatten	Anteil normale Metaphasen mit $2n = 21$	Anteil Metaphaseplatten mit Aberrationen
Kontrolle	265	100 %	-
mit 5 kR bestr.	403	57,8 %	42,7 %
mit 10 kR bestr.	363	9,6 %	90,4 %



Abb. 1: F₁-Pflanze 235/1, normale Metaphase, $2n = 21$ Chromosomen

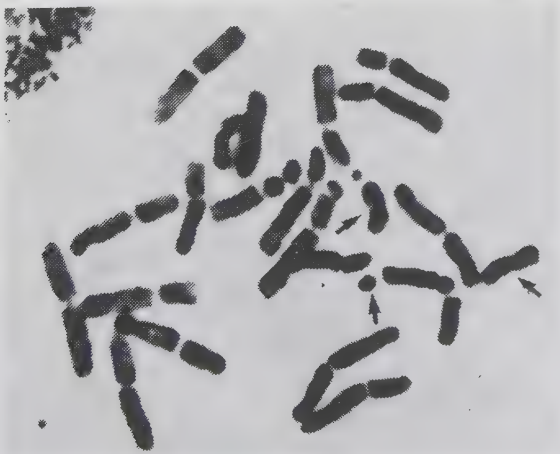


Abb. 2: F₁-Pflanze 223II/2, Metaphase mit $2n = 20$ Chromosomen
und zusätzlichen Chromosomenfragmenten →

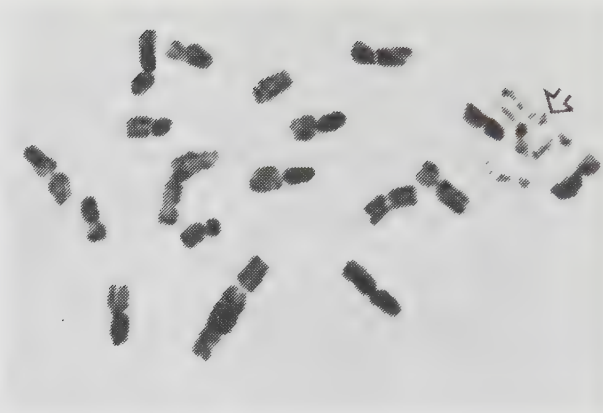


Abb. 3: F₁-Pflanze 223II/12, Metaphase mit $2n = 20$ Chromosomen und zusätzlichen Chromosomenfragmenten, die vorzeitig kondensiert sind (PCC: ➡)

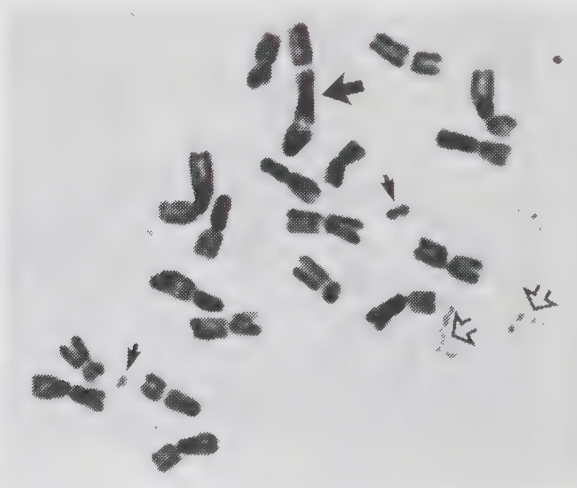


Abb. 4: F₁-Pflanze 223II/14, Metaphase mit unvollständiger Chromosomenzahl, einem dizentrischen Chromosom (➡), Fragmenten (➡) und PCC (➡)

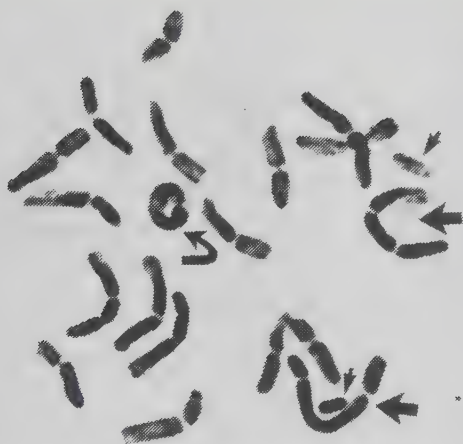


Abb. 5: F₁-Pflanze 223II/14, Metaphase mit unvollständiger Chromosomenzahl, dizentrischen Chromosomen (➡), Fragmenten (➡) und einem Ringchromosom (↻)

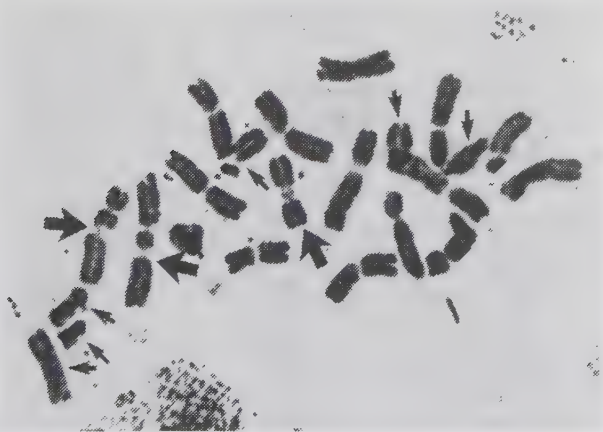


Abb. 6: F₁-Pflanze 223II/3, Metaphase mit unvollständiger Chromosomenzahl, dizentrischen Chromosomen (➡) und Fragmenten (➡)



Abb. 7: F₁-Pflanze 223II/3, Metaphase mit unvollständiger Chromosomenzahl, fusionierten Chromosomen (—————), einem dizentrischen Chromosom (———) und Fragmenten (—)

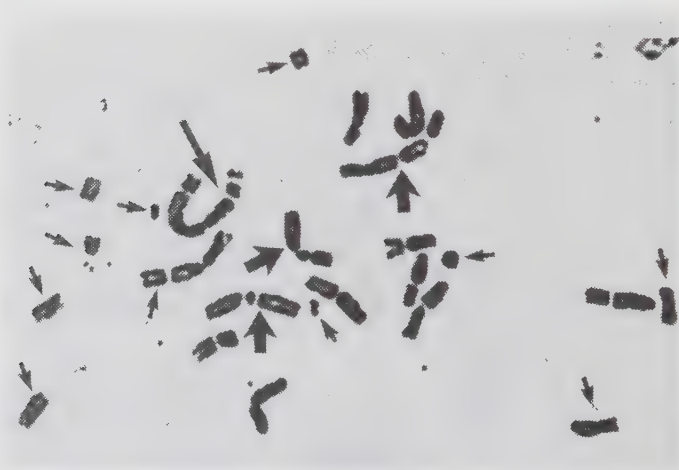


Abb. 8: F₁-Pflanze 223II/10, Metaphase mit unvollständiger Chromosomenzahl, einem fusionierten Chromosom (—————), dizentrischen Chromosomen (———) und Fragmenten (—)

3.4 Abregulierung der Chromosomenzahlen

Die Abregulierung der Chromosomenzahlen wurde an den Nachkommen der Triticalelinie Trc 4x/3 (Tab. 6 und Tab. 7) untersucht.

Tab. 6: Abregulierung der Kontrollserien

Generationen	Anzahl Pflanzen mit Chromosomenzahlen $2n =$								Anzahl unters. Pflanzen
	14	15	16	17	18	19	20	21	
F_1								30 100%	30
F_2	20 64,5%	6 19,4%	3 9,7%			1 3,2%	1 3,2%		31
F_3	43 97,8%						1 2,3%		

Die Abregulierung war in F_3 praktisch beendet. 97,8 % der untersuchten Pflanzen hatten $2n = 14$ Chromosomen. Die eine Pflanze in F_3 mit $2n = 21$ Chromosomen stammte von einer F_2 -Pflanze ab, von der weitere 15 Nachkommen die Chromosomenzahl 14 hatten. Möglicherweise fand in diesem einen Fall eine Einkreuzung statt oder wurde eine unreduzierte Eizelle befruchtet.

Tab. 7: Abregulierung der Nachkommen der bestrahlten F_1

Generation	Anzahl Pflanzen mit Chromosomenzahlen $2n =$							Anzahl unters. Pflanzen
	14	15	16	17	18	19 ...	42	
F_2	29 49,2%	18 30,5%	6 10,2%	2 3,4%	- -	2 3,4%	2 3,4%	59
F_3	18 100 %							18

Bei den bestrahlten Serien ist die Abregulierung in der F_2 verzögert, da ein größerer Teil der Pflanzen als in der Kontroll- F_2 aneuploid ist. In der F_3 ist die Abregulierung aber ebenfalls beendet.

Die Pflanzen mit $2n = 42$ in der F_2 gehen wahrscheinlich auf unreduzierte Gameten zurück, und zwar sowohl auf der mütterlichen als auch auf der väterlichen Seite. Sie stammten von der gleichen Mutterpflanze ab, die zusätzlich auch ein Korn mit $2n = 14$ Chromosomen ansetzte.

Die Chromosomenzahlen der bestrahlten F_1 wurden in Tabelle 7 nicht mit angeführt, da durch die Bestrahlung eine zu große Anzahl Aberrationen ausgelöst worden war (Tab. 5).

3.5 Indirekte Bestimmung der chromosomalen Zusammensetzung der effektiven Gameten der F_1 -Pflanzen

Um die chromosomale Zusammensetzung der effektiven F_1 -Gameten auf indirektem Wege bestimmen zu können, wurden mit einigen F_1 -Pflanzen reziproke Rückkreuzungen mit der cytologisch stabilen Bestäuberlinie, dem alloplasmatischen Roggen FR16 ($2n = 14$) durchgeführt und anschließend die somatischen Chromosomenzahlen der R_1 bestimmt.

In der R_1 aus Rückkreuzungen mit FR16 als Mutter und F_1 als Vater lagen die somatischen Chromosomenzahlen mit über 90 % bei $2n = 14$ (Tab. 8).

Tab. 8: Verteilung der somatischen Chromosomenzahlen in R_1 -Pflanzen der Rückkreuzung FR16 $\times$ F_1

Untersuchte R_1 -Pflanzen	Anzahl Pflanzen mit		$\emptyset$ Chromosomenzahl
	$2n=14$	$2n=15$	
31	29	2	14,06

Die effektiven Pollenkörner der F_1 -Pflanzen enthielten hiernach hauptsächlich 7 Chromosomen, selten 8 (Tab. 9).

Tab. 9: Zusammensetzung der effektiven F_1 -Pollenkörner

Chromosomenzahlen		$\emptyset$ Chromosomenzahl
7	8	
93,4 %	8,7 %	7,06

In der R_1 der Rückkreuzung mit F_1 -Pflanzen als Mutter und FR16 als Vater varriierten die Chromosomenzahlen von 14 bis 20, wobei 60 % der Pflanzen $2n = 14$ Chromosomen hatten (Tab. 10).

Tab. 10: Verteilung der somatischen Chromosomenzahlen in R_1 -Pflanzen der Rückkreuzung $F_1 \times$ FR16

Untersuchte R_1 -Pflanzen	Anzahl Pflanzen mit							$\emptyset$ Chromosomenzahl
	$2n=14$	$2n=15$	$2n=16$	$2n=17$	$2n=18$	$2n=19$	$2n=20$	
48	29	13	2	-	-	2	2	14,8

Die effektiven Eizellen der F_1 -Pflanzen besaßen hiermit Chromosomenzahlen zwischen 7 und 14, wobei Eizellen mit 7 Chromosomen mit 60 % am häufigsten funktionstüchtig waren (Tab. 11).

Tab. 11: Zusammensetzung der effektiven F_1 -Eizellen

Chromosomenzahlen								Ø Chromosomenzahl
7	8	9	10	11	12	13	14	
60,4%	27,1%	4,2%	-	-	4,2%	4,2%	-	7,8

An der Zusammensetzung der effektiven Gameten zeigte sich, daß die Pollenkörner stärker zur Abregulierung in der F_2 beitrugen als die Eizellen.

Um den Einfluß der Bestrahlung auf die Zusammensetzung der effektiven Gameten zu untersuchen, wurden auch bestrahlte Pflanzen mit FR16 rückgekreuzt und die Chromosomenzahlen der R_1 -Pflanzen untersucht (Tab. 12).

Tab. 12: Verteilung der somatischen Chromosomenzahlen in R_1 -Pflanzen der Rückkreuzung der bestrahlten $F_1 \times FR 16$

Untersuchte Pflanzen								Ø Chromosomenzahl
	2n=14	2n=15	2n=16	2n=17	2n=18	2n=19	2n=20	
17	9	4	2	1	-	-	1	15

In dieser Rückkreuzung hatten über 50 % der Pflanzen 14 Chromosomen, d. h. daß bei den Nachkommen der bestrahlten Pflanzen 10 % mehr Aneuploide auftraten als bei den Nachkommen der unbestrahlten F_1 .

In der bestrahlten F_1 wurde ein höherer Prozentsatz aneuploider Eizellen befruchtet als in der unbestrahlten. Die Bestrahlung führt also zu einem Anstieg der Aneuploidienrate in der folgenden Generation (Tab. 13).

Tab. 13: Zusammensetzung der effektiven Eizellen
der bestrahlten F_1

Chromosomenzahlen								Ø Chromoso- menzahl
7	8	9	10	11	12	13	14	
52,9%	23,4%	11,8%	5,9%	-	-	5,9%	-	8

Dies kann noch einmal an Tabelle 14 deutlich gemacht werden. Allerdings ist diese Schlußfolgerung mit Vorsicht zu beurteilen, da nur 17 Nachkommen der bestrahlten F_1 cytologisch untersucht werden konnten.

Tab. 14: Vergleich der Zusammensetzung effektiver
 F_1 -Pollenkörner und F_1 -Eizellen

	Chromosomenzahlen							Ø Chromoso- menzahl
	7	8	9	10	11	12	13	
Pollenk. unbestr.	93,4%	8,7%	-	-	-	-	-	7,06
Eizellen unbestr.	60,4%	27,1%	4,2%	-	-	4,2%	4,2%	7,8
Eizellen bestr. F_1	52,9%	23,4%	11,8%	5,9%	-	-	5,9%	8

Die Untersuchung über die Funktionstüchtigkeit der F_1 -Gameten zeigt, daß auf der Pollenseite die aneuploiden Gameten bis auf einige 8-chromosomige nicht mit den euploiden 7-chromosomigen Gameten konkurrieren können. Auf der Eizellenseite sind dagegen die aneuploiden Gameten in einer Streubreite von 8 - 13 Chromosomen durchaus konkurrenzfähig. Der Prozentsatz

euploider Gameten ist allerdings mit 93,4 % (Pollen) und 60,4 % bzw. 52,9 % (Eizellen) so überlegen, daß sehr rasch eine Abregulierung in Richtung auf die euploide somatische Chromosomenzahl 14 erfolgt.

Derselbe Prozeß dürfte bei der Abregulierung der Chromosomenzahlen von F_2 nach F_3 ebenfalls ablaufen.

Zusätzlich wurde in der F_2 , die von einer bestrahlten F_1 abstammte, ein weiteres Phänomen beobachtet. In der Serie 237I wurde bei 30 Pflanzen Mitose und Meiose untersucht. Dabei wurde bei 3 Pflanzen der Verlust je eines Chromosoms festgestellt. 2 Pflanzen wiesen von ursprünglich 15 Chromosomen (Wurzelspitze) in der später untersuchten Ähre nur noch 14 Chromosomen auf, bei einer weiteren Pflanze wurden statt 17 Chromosomen, wie in der Wurzelspitze, nur noch 16 Chromosomen in der Ähre gefunden. Hier wurde wahrscheinlich durch wiederholte Mitosezyklen somatisch abreguliert. Sporadisch scheint auch Chimärenbildung in bezug auf die Chromosomenzahl aufzutreten. Bei Pflanze Nr. 237 I/19-5, die in den Wurzelspitzen $2n = 15$ Chromosomen aufwies, wurde bei einer Ähre auf der einen Ährenseite in den Antheren Pollenmutterzellen mit $2n = 15$ Chromosomen gefunden, in den Antheren der anderen Ährenseite Pollenmutterzellen mit $2n = 14$.

Aus der Zusammensetzung der effektiven F_1 -Gameten kann die voraussichtliche chromosomale Zusammensetzung der F_2 an Hand eines Kombinationschemas (Tab. 15) berechnet werden (KROLOW 1969).

Tab. 15: Errechnung der F_2 -Zusammensetzung (somatische Chromosomenzahl) aus den effektiven F_1 -Gameten

Eizellen	Pollen		Chromosomenzahl %							
	7 _{93,4 %}	8 _{8,7 %}								
7 _{60,4 %}	14 _{56,4 %}	15 _{5,25 %}								
8 _{27,1 %}	15 _{25,3 %}	16 _{2,36 %}								
9 _{4,2 %}	16 _{3,9 %}	17 _{0,37 %}	F ₂ -Chromosomen- zahlen in %							
10 ₋	17 ₋	18 ₋								
11 ₋	18 ₋	19 ₋								
12 _{4,2 %}	19 _{3,9 %}	20 _{0,37 %}								
13 _{4,2 %}	20 _{3,9 %}	21 _{0,37 %}								
Chromoso- menzahl %										
F ₂ -Zusammensetzung (%)										
2n=14	2n=15	2n=16	2n=17	2n=18	2n=19	2n=20	2n=21			
56,4	30,6	6,3	0,37	-	3,9	4,27	0,37			

Die Zusammensetzung der berechneten F_2 zeigt eine gute Übereinstimmung mit den Werten der Kontrollserie und mit Werten von Jaiser-Gerlach, die mit ähnlichem Material gearbeitet hat (JAISER-GERLACH 1979).

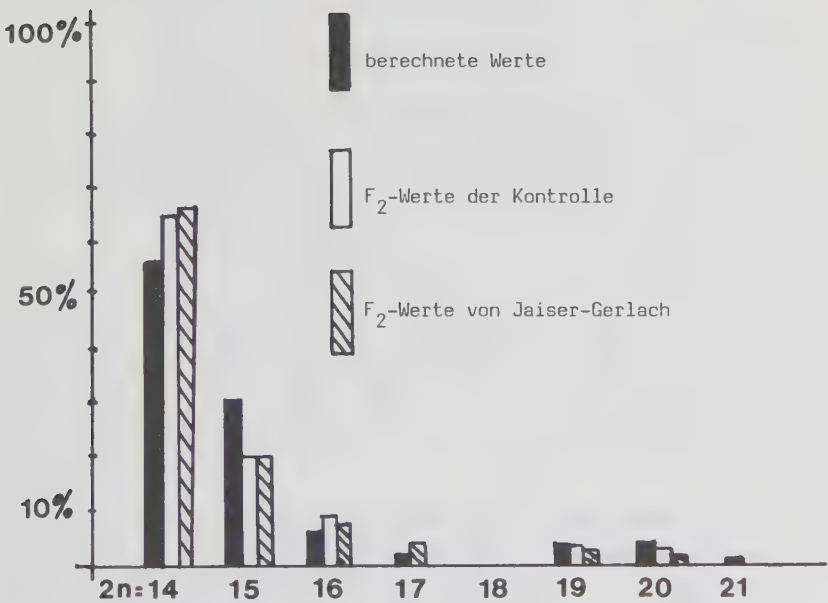
Tab. 16: Vergleich der berechneten somatischen Chromosomenzahlen der F_2 mit den F_2 -Werten der Kontrolle und F_2 -Werten von Jaiser-Gerlach in % (nur Nachkommen von Trc 4x/3)

	Chromosomenzahlen			2n =				
	14	15	16	17	18	19	20	21
F_2 (berechnet)	56,4	30,6	6,3	0,4	-	3,9	4,3	0,4
F_2 (Kontrolle)	64,5	19,4	9,7	-	-	3,2	3,2	-
F_2 (Werte von Jaiser-Gerl.)	65,4	19,2	7,7	3,9	-	2,6	1,3	-

Um zu prüfen, ob sich die Werte der F_2 (Kontrolle) und der F_2 von Jaiser-Gerlach signifikant unterscheiden, wurde mit beiden Verteilungen ein Homogenitätstest nach Brand-Snedecor (WEBER 1972) durchgeführt. Der Test ergab keine signifikante Differenz ($\chi^2 = 0,14$; FG = 3; $\alpha = 5\%$; Tabellenwert für $\chi^2 = 7,81$). Die Werte dieser beiden Linien konnten daher zusammengefaßt werden, und es konnte geprüft werden, ob ein signifikanter Unterschied zu den berechneten F_2 -Werten besteht. Der berechnete χ^2 -Wert betrug $7,64$; FG = 6; $\alpha = 5\%$; Tabellenwert = $12,6$.

Somit zeigen die berechneten und die gefundenen F_2 -Werte keine signifikanten Abweichungen.

Abb. 9: Vergleich der berechneten somatischen Chromosomenzahlen der F_2 mit den F_2 -Werten der Kontrolle und F_2 -Werten von Jaiser-Gerlach



3.6 Untersuchung des Giemsa-Bandenmusters der F_2 - und F_3 -Pflanzen in der Mitose

Das Giemsa-Bandenmuster der F_2 - und F_3 -Pflanzen wurde untersucht, um festzustellen, inwieweit es gelungen ist, durch die Röntgenbestrahlung in der F_1 das Heterochromatin von den Telomeren zu entfernen. Dabei wurde davon ausgegangen, daß die telomerischen Heterochromatinblöcke durch Giemsa-Banding nachzuweisen sind. GILL und KIMBER (1974) haben gezeigt, daß das konstitutive Heterochromatin, das mit der Giemsa-Färbung nachgewiesen werden kann, identisch ist mit dem klassischen Heterochromatin, daß im Pachytän der Meiosis von Roggen auftritt.

Bei der Auswertung der Giemsa-Bandenmuster wurde das generalisierte C-Bandenmuster nach SYBENGA (1983) zugrundegelegt, das die Roggenchromosomen in bezug auf ihre Homoeologie zu den Weizengenomen ordnet.

Nomenklatur der Roggenchromosomen nach Sybenga:

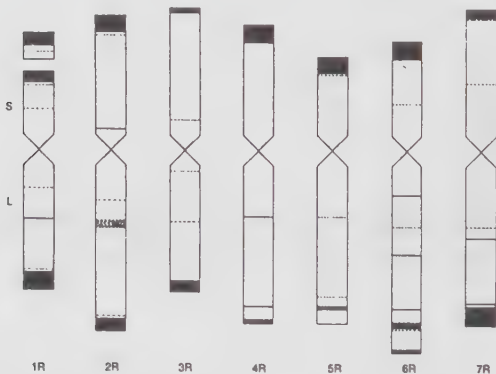


Fig. 2 Generalized C-banding pattern of rye. Common bands black, less frequently observed bands dotted

Tab.1 Description of generalized C-banding pattern of rye, *Secale cereale* (composed by J. P. GUSTAFSON)

Chromosome 1R, the nucleolar organizing chromosome in rye, has the most easily identifiable banding pattern. It is a submedian chromosome and generally has a prominent heterochromatin band on both arms at the telomeres. The short arm generally carries a second prominent band adjacent to the satellite. A smaller band is generally seen approximately near the center of the long arm.

Chromosome 2R, is a near median to submedian chromosome and has prominent telomeric heterochromatin bands on both arms, with the band on the short arm being the largest of the two bands. Generally chromosome 2R is the largest of all seven of the rye chromosomes. In addition, there generally is a small band present on the short arm near the centromere.

Chromosome 3R, is a median chromosome with telomeric heterochromatin bands on both arms, and one of these bands is generally more prominent.

Chromosome 4R, is a submedian chromosome with a prominent telomeric heterochromatin band on the short arm. The long arm of 4R has a medium sized heterochromatin band on the telomere in addition to two intercalary bands. The most characteristic of the intercalary bands occupies a proximal position one-third the length of the long arm, while the other intercalary band is close to the telomere.

Chromosome 5R, is the most subterminal chromosome, and has a terminal heterochromatin band on the short arm. The long arm is characterized by a heterochromatin band near the telomere. The long arm of 5R is the only arm of any rye chromosome that does not contain a heterochromatin band at the telomere.

Chromosome 6R, is submedian, with a prominent telomeric heterochromatin band on the short arm. The long arm of 6R has a medium sized heterochromatin band on the telomere in addition to four or more interstitial heterochromatin bands. Generally, the most pronounced of the interstitial bands is the one nearest the telomere.

Chromosome 7R, is a median to submedian chromosome with both arms possessing telomeric heterochromatin bands, with the largest band being on the long arm. In addition there are two intercalary heterochromatin bands present on the long arm. One intercalary band is near the center of the long arm, while the second intercalary band is adjacent to the terminal band.

aus Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 90, 297 - 304 (1983)

Die Herstellung der Giemsa-Präparate war bei dem vorhandenen Material teilweise schwierig. Oft gab es unbefriedigende, teilweise auch unbrauchbare Resultate, so daß nicht, wie eigentlich geplant, von jeder F_2 -Pflanze ein Karyogramm erstellt werden konnte.

Von jeder Einzelpflanze wurden, soweit es möglich war, mehrere Metaphaseplatten ausgewertet, um das Karyogramm aufzustellen. Dem überwiegenden Teil der Karyogramme liegt die Untersuchung von 3 - 5 Metaphaseplatten zugrunde. In einigen Fällen konnten zur Erhärtung der Ergebnisse aus der Untersuchung der Mitose die Ergebnisse der Untersuchung der Meiosis herangezogen werden.

Im folgenden werden erst die Karyogramme der Ausgangslinien und der Kontrolllinien aufgeführt, anschließend die Karyogramme der F_2 -Pflanzen, die von bestrahlten F_1 -Pflanzen abstammen. Um die Übersicht zu erleichtern, sind nur diejenigen F_2 -Pflanzen aufgeführt, die ein verändertes Bandenmuster aufweisen.

Aus Gründen der Arbeitsökonomie wurden insgesamt nur die Roggenchromosomen karyotypisiert. Da es bei der Arbeit um die Herstellung eines Alloroggens geht und aus dem Material die Weizenkomponente spätestens in der F_3 herausreguliert ist, ist es nicht unbedingt erforderlich, die Karyogramme der Weizenkomponente ebenfalls zu erfassen. Ein zusätzlicher Grund ist, daß die angewandte Bandenmethode bevorzugt die Roggenchromosomen und sehr viel schlechter die Weizenchromosomen erfaßt.

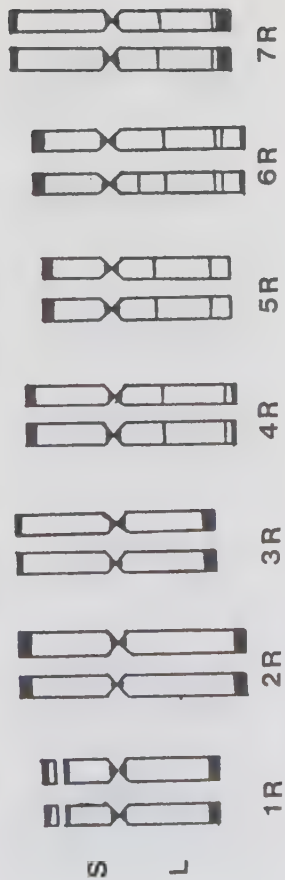
3.6.1 Karyogramme der Ausgangslinien und der Kontrolllinien

Die Karyogramme der 4x/3-Triticale-Mutterlinie und der Roggenlinie FR16 zeigten ebenso wie die Karyogramme der Nachkommen unbestrahlter F_1 -Pflanzen in der F_2 eine relativ gute Übereinstimmung mit dem Karyogramm nach Sybenga. Allerdings fehlt die Bande am kurzen Arm von Chromosom 3R bei FR16 und den F_2 -Kontrollpflanzen, bzw. fällt sehr schwach aus.

Karyotyp der Roggenkomponente der 4x/3-Triticale-Mutterlinie E72

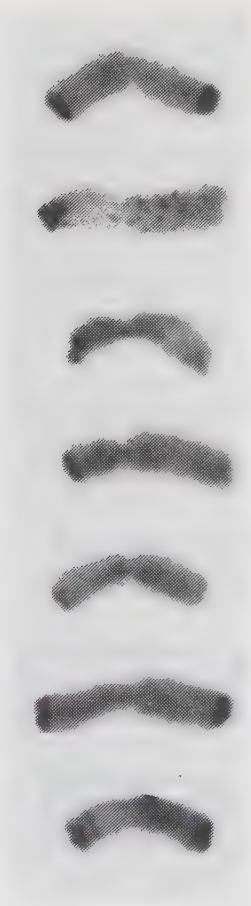


Karyogramm der Roggenchromosomen der 4x/3-Triticale-Mutterlinie E72



Das Bandenmuster der Roggenchromosomen aus dem 4x/3-Triticale E72 zeigt keine Abweichung vom Standardkaryogramm nach Sybenga.

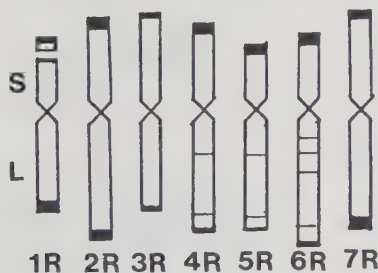
Karyogramm der Alloroggenlinie FR16



Karyotyp der F₂-Pflanze 235/3 (Abstammung von unbestrahlter F₁)

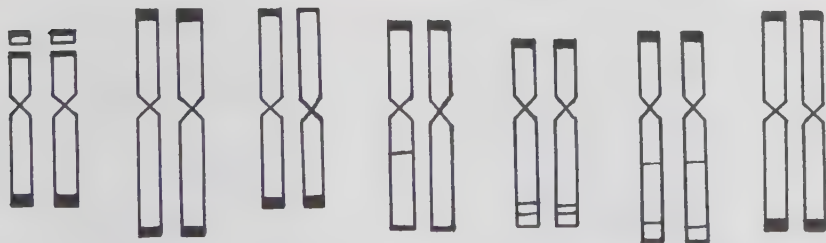


Karyogramm der Alloroggenlinie FR16



Die Chromosomen von FR16 stimmen bis auf Chromosom 3R ebenfalls mit dem Standardkaryogramm überein. Die Banden von Chromosom 3R sind sehr schwach ausgeprägt.

Karyogramm der F_2 -Pflanze 235/3 (Abstammung von unbestrahlter F_1)



Bis auf Chromosom 3R, daß am kurzen Arm sehr schwache Banden hat, stimmt das Bandenmuster mit dem Standardkaryogramm überein.

3.6.2 Karyogramme der Nachkommen bestrahlter F_1

Im folgenden werden erst die F_2 -Pflanzen, die von der 4x/3-Iriticale-Mutterlinie K69/7 abstammen, behandelt. Auf gemeinsame F_1 -Mutterpflanzen wird jeweils hingewiesen.

Pflanze 231 I/5 zeigte kein abweichendes Bandenmuster, bis auf schwache Banden am kurzen Arm von Chromosom 3R. Von dieser Pflanze wird daher kein Karyogramm abgebildet.

Karyotyp der Pflanze 237 I/1-4



+ 1 Weizenchromosom

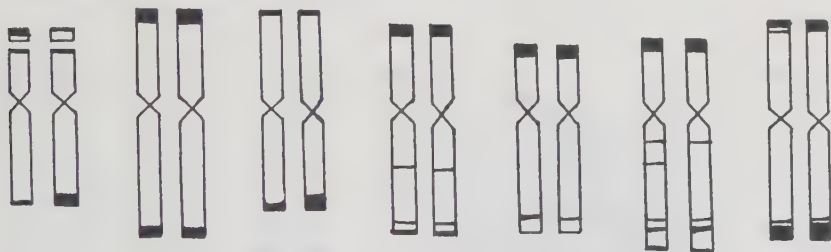
Karyotyp der Pflanze 237 I/1-5



+ 1 Weizenchromosom

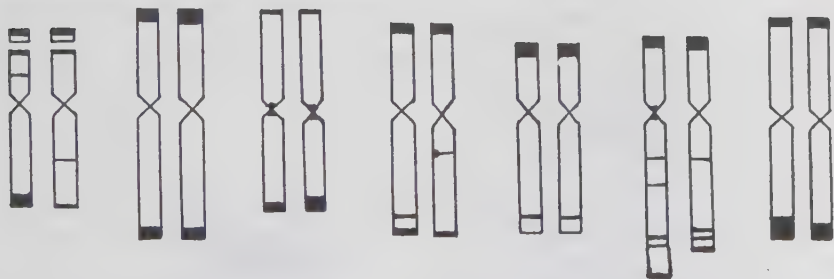
Die Pflanzen 237 I/1 bis 237 I/1-8 stammen von einer Mutterpflanze ab. Von den Pflanzen 237 I/1-1, 237 I/1-2 und 237 I/1-3 konnten keine Karyogramme erstellt werden.

Karyogramm der Pflanze 237 I/1-4



Diese Pflanze hat an den Chromosomen 1RS und 1RL Bandenverluste. Bei einem der beiden Chromosomen 3R ist die Bande am langen Arm stärker ausgeprägt. (Es wurden 2 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze starb vor der Blüte ab.)

Karyogramm der Pflanze 237 I/1-5



Diese Pflanze hat einen Bandenverlust an einem der Chromosomen 1R. Die Bande am langen Arm von einem der Chromosomen 3R ist wie bei der vorigen Pflanze stärker ausgeprägt. Die Banden an den kurzen Armen der Chromosomen 3R sind sehr schwach.

Bei Chromosom 6R liegt wahrscheinlich eine Weizen-Roggen-Translokation vor. Die dickere Bande am langen Arm von Chromosom 7R konnte nicht abgesichert werden, da sie bei den anderen F_2 -Pflanzen, die von derselben Mutterpflanze abstammten, nicht nachweisbar war.

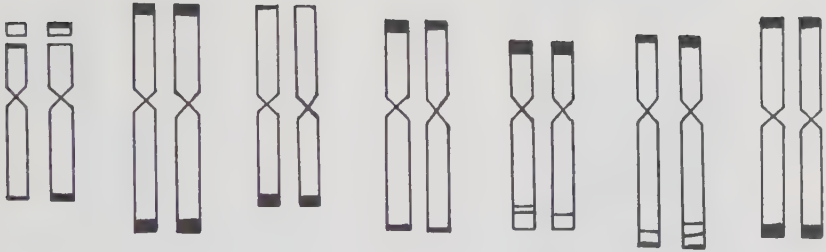
(Es wurde 1 Metaphaseplatte ausgewertet. Die Pflanze starb vor der Blüte ab.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/1-6



+ 3 Weizenchromosomen

Karyogramm der Pflanze 237 I/1-6



Diese Pflanze hat an einem Chromosom 1R einen doppelten Bandenverlust, sowohl am kurzen, als auch am langen Arm. Bei beiden Chromosomen 1R fehlt je eine Bande am kurzen Arm.

(Es wurde 1 Metaphaseplatte ausgewertet. Die Pflanze starb vor der Blüte ab.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/1-7



+ 2 Weizenchromosomen

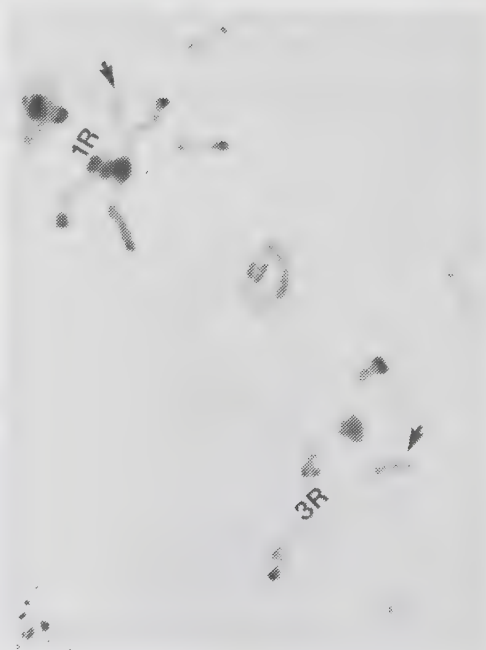
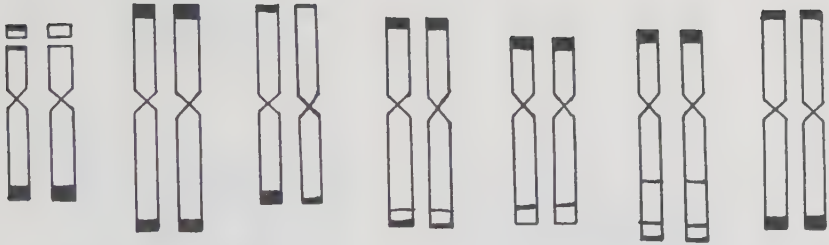


Abb. 10: Pflanze 237 I/1-7
Metaphase I

Die Chromosomen 1R und 3R bilden
bandenheteromorphe Bivalente

Karyogramm der Pflanze 237 I/1-7



Diese Pflanze hat am kurzen Arm von einem Chromosom 1R einen Bandenverlust. Chromosom 3R liegt heterozygot vor. Einem Chromosom fehlt die Bande am kurzen Arm, während gleichzeitig die Bande am langen Arm nur schwach ausgeprägt ist. Das andere homologe Chromosom hat Banden am kurzen und am langen Arm entsprechend dem Standardkaryogramm.

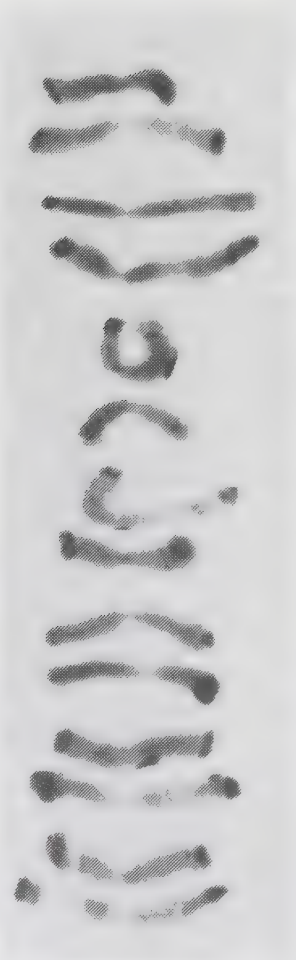
Dieser Befund kann durch die Untersuchung der Meiose unterstützt werden. Es konnten zwei bandenhereromorphe Bivalente nachgewiesen werden (Abb. 10).

(Es wurden 2 Metaphaseplatten untersucht. Die Pflanze war steril.)

Pflanze 237 I/1-8 zeigte bis auf schwach ausgeprägte Banden an den kurzen Armen der Chromosomen 3R keine Abweichung vom Standardkaryogramm.

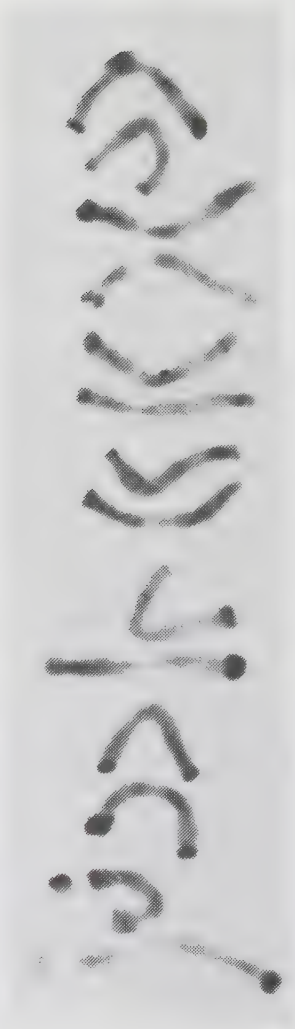
(Es wurde 1 Metaphaseplatte ausgewertet. Die Pflanze starb vor der Blüte ab. Das Karyogramm wurde nicht abgebildet.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/15-1



- 48 -

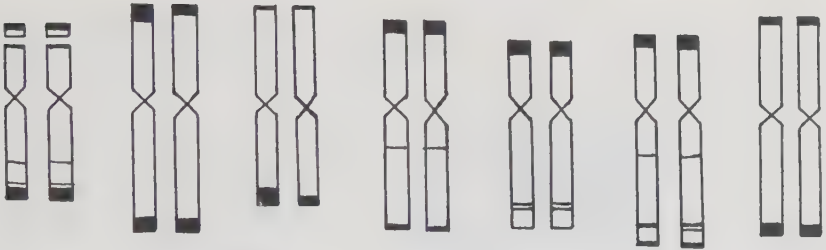
Karyotyp der Pflanze 237 I/15-2



+ 2 Weizenchromosomen

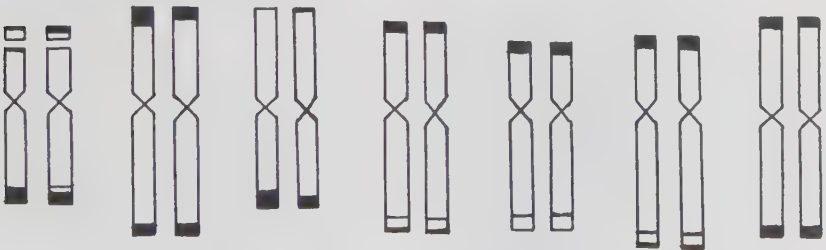
Die Pflanzen 237 I/15-1 und 237 I/15-2 stammen von einer Mutterpflanze ab.

Karyogramm der Pflanze 237 I/15-1



Am kurzen Arm von Chromosom 2R tritt eine besonders kräftige Bande auf, ebenso an einem langen Arm von Chromosom 3R. (Es wurden 7 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 11,4 %).

Karyogramm der Pflanze 237 I/15-2



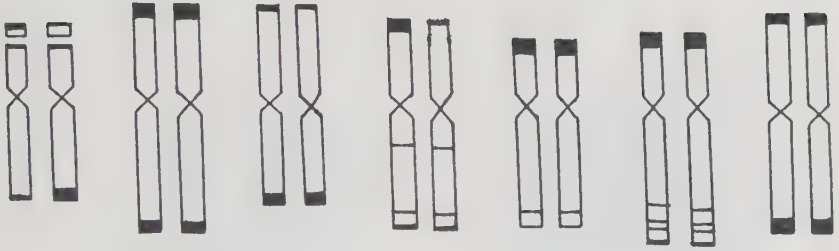
Bei dieser Pflanze treten an den Chromosomen 2R und 3R die gleichen Bandenveränderungen auf wie oben bei Pflanze 237 I/15-1. Zusätzlich zeigt Chromosom 1R Bandenverlust am kurzen Arm.

(Es wurden 3 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze starb vor der Blüte ab.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/17-1



Karyogramm der Pflanze 237 I/17-1



Diese Pflanze hat Bandenverluste am langen und am kurzen Arm von Chromosom 1R und am kurzen Arm von Chromosom 4R.

(Es wurden 8 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 22 %.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/18-1

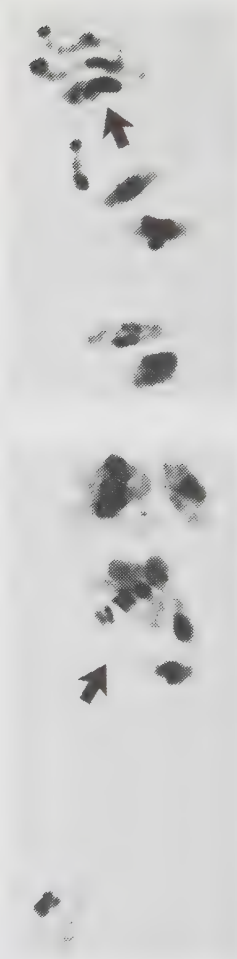
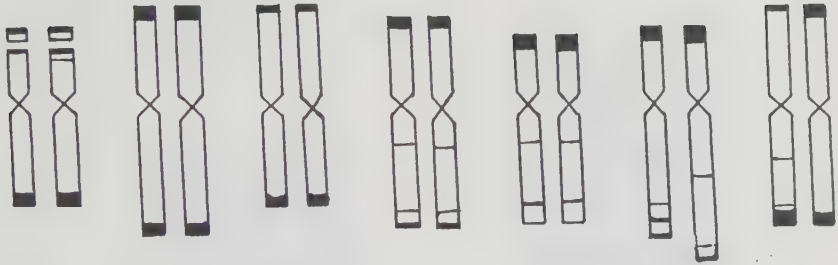


Abb. 11: Pflanze 237 I/18-1
Metaphase I
Hexavalent

Abb. 12: Pflanze 237 I/18-1
Metaphase I
Pentavalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/18-1



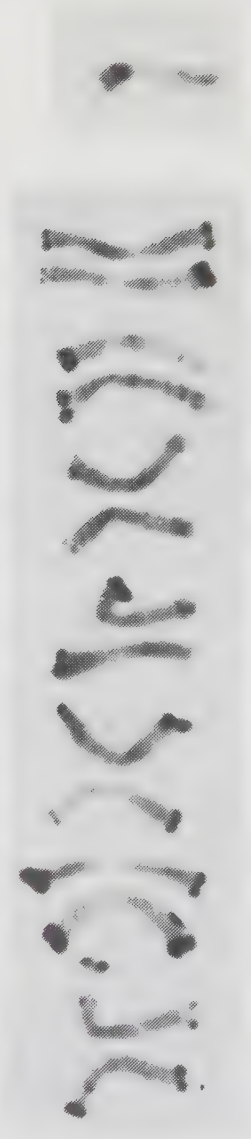
Bei Chromosom 7R ist eine Bande am kurzen Arm reduziert. Bei einem Chromosom 6R könnte eine Weizen-Roggen-Translokation vorliegen. Diese Annahme kann dadurch gestützt werden, daß in der Meiose Quadrivalente gefunden wurden (Abb. 11 und Abb. 12).

(Es wurden 4 Metaphaseplatten untersucht. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 8 %.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/18-2

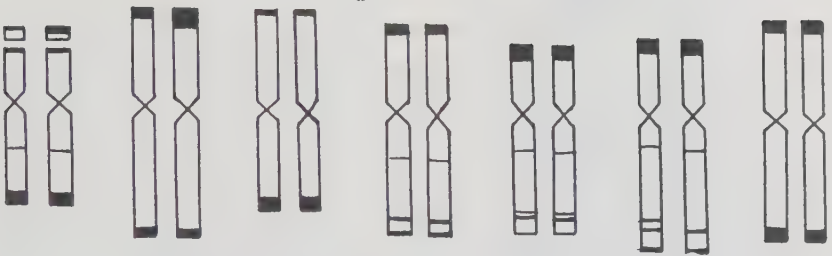


Karyotyp der Pflanze 237 I/18-3



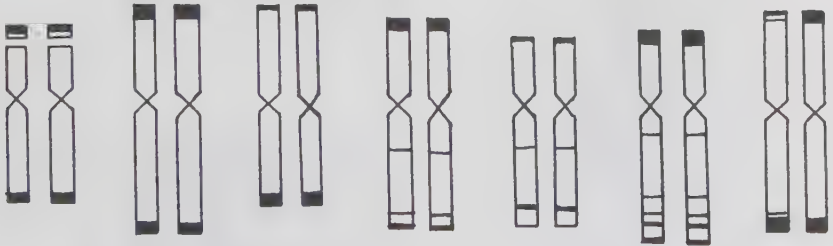
+ 1 Weizenchromosom

Karyogramm der Pflanze 237 I/18-2



Am kurzen Arm von Chromosom 1R liegt ein Bandenverlust vor. Am kurzen Arm von Chromosom 2R ist eine Bande besonders kräftig. (Es wurden 7 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 17 %.)

Karyogramm der Pflanze 237 I/18-3



Diese Pflanze hat am kurzen Arm von Chromosom 7R eine reduzierte Bande und schwache Banden an den kurzen Armen von Chromosom 5R.

(Es wurden 3 Metaphaseplatten untersucht. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 13 %.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/18-4

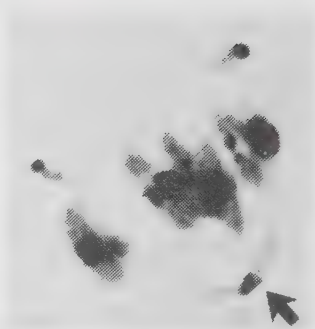
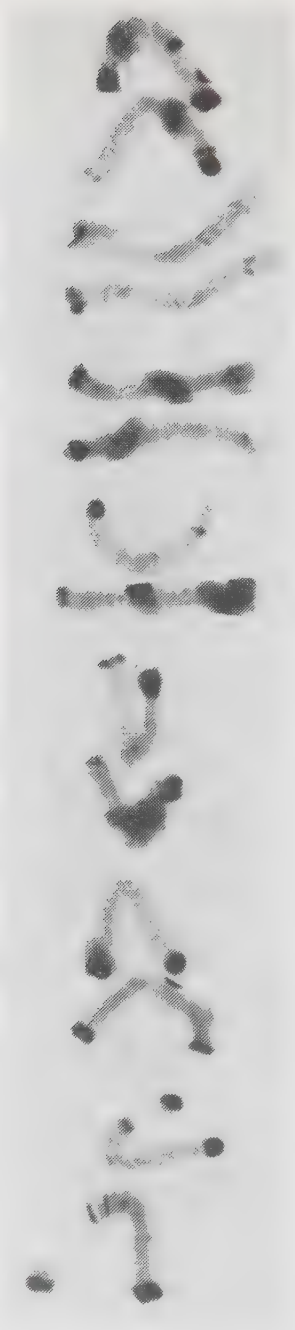


Abb. 14: Pflanze 237 I/18-4
Metaphase I
Quadrivalent

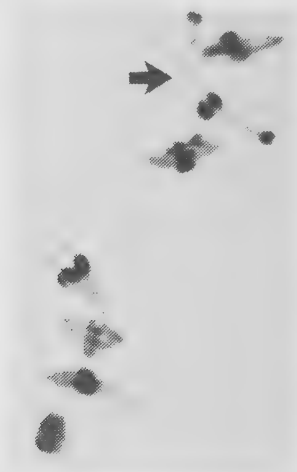
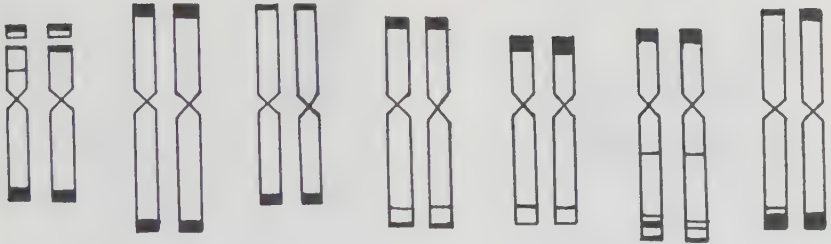


Abb. 13: Pflanze 237 I/18-4
Metaphase I
Quadrivalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/18-4



An einem kurzen Arm von Chromosom 7R ist die Bande reduziert. Dieser Befund kann durch Ergebnisse der Untersuchung der Meiose bestätigt werden, da Quadrivalente auftraten (Abb. 13 und Abb. 14).

(Es wurden 4 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 55 %.)

Bei Pflanze 237 I/18-5 konnte bei der Untersuchung von 4 Metaphaseplatten kein abweichendes Bandenmuster festgestellt werden.

(Die Pflanze hatte eine Fertilität von 32 %. Das Karyogramm wurde nicht abgebildet.)



+ 2 Weizenchromosomen

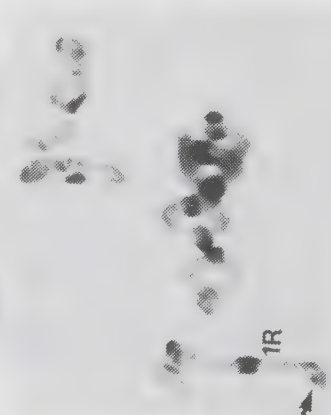


Abb. 15: bandenheteromorphe Bivalente

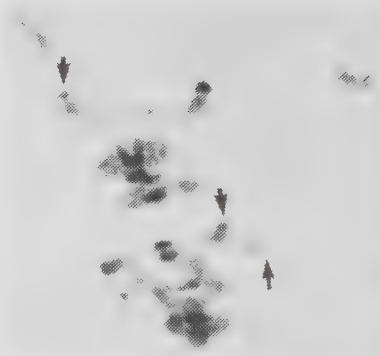


Abb. 16: bandenheteromorphe Bivalente

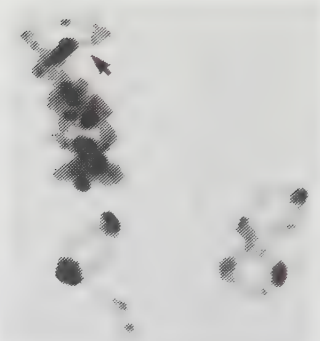
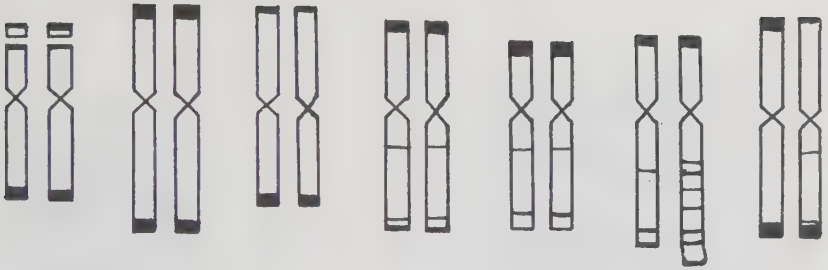


Abb. 17: 1 Ringtrivalent; 2 Roggenchromosomen paarern mit 1 Weizenchromosom

Karyogramm der Pflanze 237 I/18-6

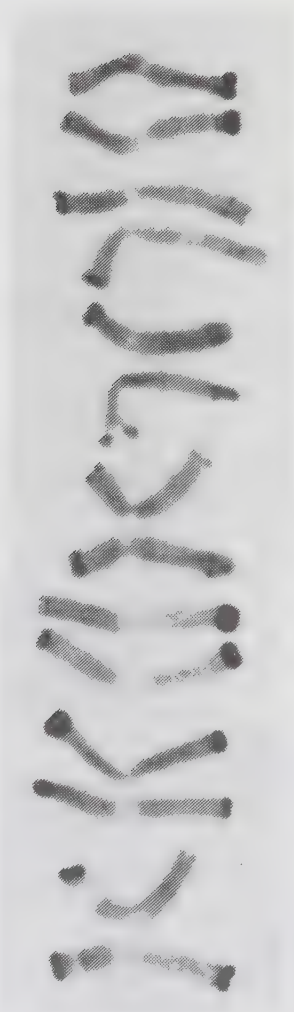


An den kurzen Armen der Chromosomen 1R und 7R treten Bandenverluste auf. Bei Chromosom 6R liegt wahrscheinlich ebenso wie bei Pflanze 237 I/18-1 eine Weizen-Roggen-Translokation vor.

Diese Ergebnisse lassen sich durch Befunde aus der Untersuchung der Meiose erhärten. In der Meiose wurden bandenheteromorphe Bivalente (Abb. 15 und Abb. 16) und Trivalente (Abb. 17) gefunden.

(Es wurden 7 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze war steril.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/19-1

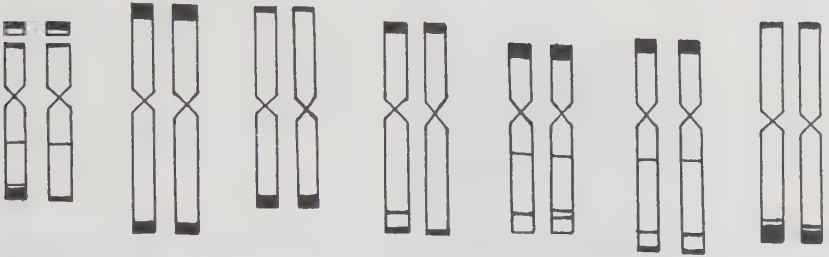


Karyotyp der Pflanze 237 I/19-2



Die Pflanzen 237 I/19-1 bis 237 I/19-7 stammen von einer Mutterpflanze ab.

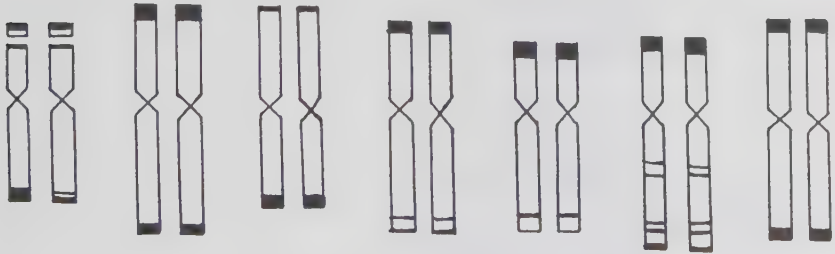
Karyogramm der Pflanze 237 I/19-1



Am langen Arm von Chromosom 1R und an den kurzen Armen der Chromosomen 7R sind die Banden reduziert.

(Es wurden 4 Metaphaseplatten untersucht. Die Pflanze war steril.)

Karyogramm der Pflanze 237 I/19-2



Am langen Arm von Chromosom 1R ist die Bande reduziert.

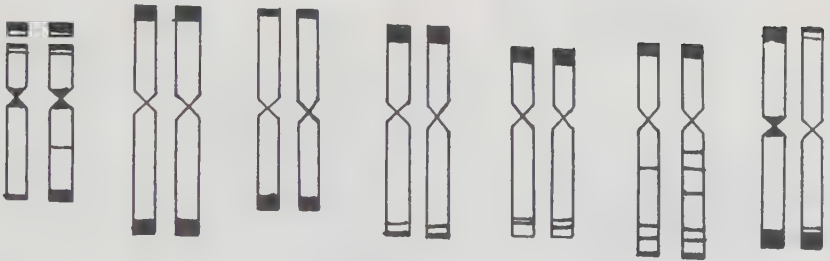
(Es wurde 1 Metaphaseplatte ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 30 %.)

Bei der Untersuchung der Meiose wurden Quadrivalente gefunden.

Karyotyp der Pflanze 237 I/19-3



Karyogramm der Pflanze 237 I/19-3



Am langen Arm von Chromosom 1R und am kurzen Arm von Chromosom 7R sind die Banden reduziert. In der Untersuchung der Meiose wurden Quadrivalente gefunden.

(Es wurden 2 Metaphaseplatten untersucht. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 19 %.)

Bei der Pflanze 237 I/19-4 konnte bis auf schwach ausgeprägte Banden am kurzen Arm von Chromosom 3R keine abweichendes Bandenmuster festgestellt werden.

Bei dieser Pflanze wurden in der Mitose $2n = 17$ Chromosomen, in der Meiose aber $2n = 16$ Chromosomen gefunden.

(Es wurden 3 Metaphasen untersucht. Die Pflanze war steril.)



+ 1 Weizen-
chromosom

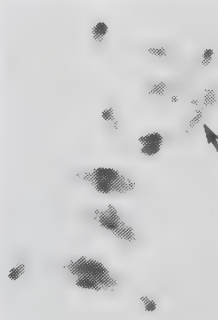


Abb. 18: Pflanze 237 I/19-5
Metaphase I

bandenheteromorphes Bivalent

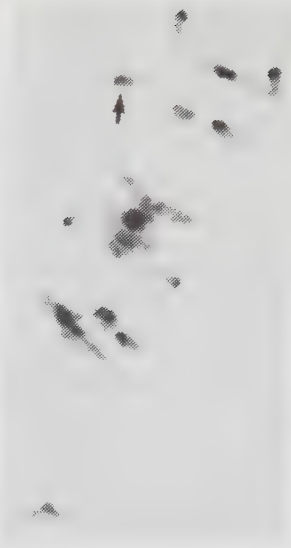
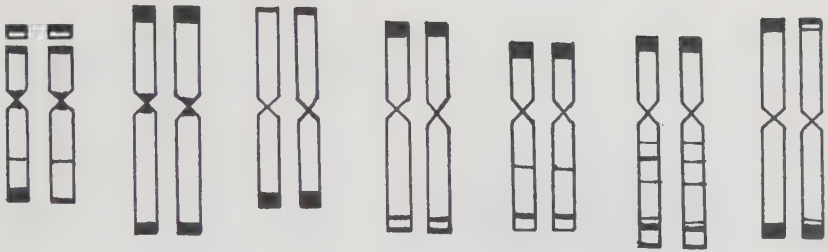


Abb. 19: Pflanze 237 I/19-5
Metaphase I

bandenheteromorphes Bivalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/19-5

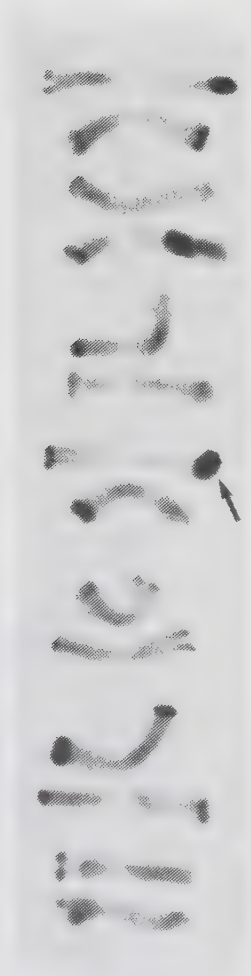


Diese Pflanze hat reduzierte Banden am langen Arm von Chromosom 1R und am kurzen Arm von Chromosom 7R. In der Meiose wurde ein heteromorphes Bivalent gefunden (Abb. 18 und Abb. 19).

Ebenfalls in der Meiose trat das Phänomen auf, daß Antheren mit $2n = 15$ Chromosomen und andere mit $2n = 14$ Chromosomen gefunden wurden.

(Es wurden 2 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze war steril.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/19-6

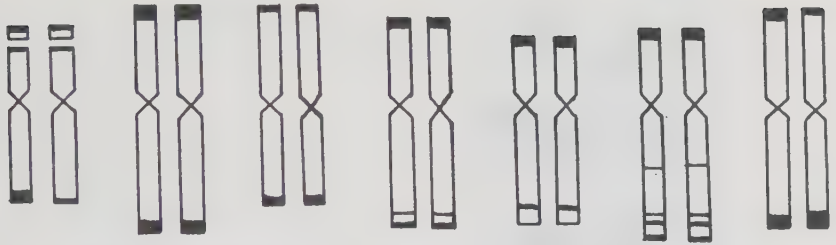


Artefakt
(Überschneidung)



+ 1 Weizenchromosom

Karyogramm der Pflanze 237 I/19-6



Die Banden an einem langen Arm von Chromosom 1R und an einem kurzen Arm von Chromosom 7R sind reduziert.

(Es wurden 2 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 3 %.)

Von Pflanze 237 I/19-7 konnte kein Karyogramm erstellt werden.

Karyotyp der Pflanze 237 I/20-3

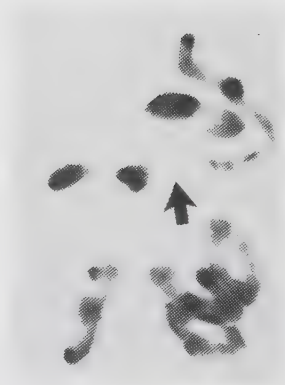


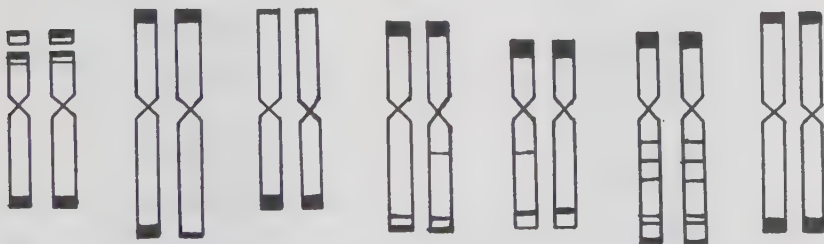
Abb. 20: Pflanze 237 I/20-3
Metaphase I
Quadrivalent

Die Pflanzen 237 I/20-1 bis 237 I/20-4 stammen von einer Mutterpflanze ab.

Bei den Pflanzen 237 I/20-1 (6 untersuchte Metaphasen) und 237 I/20-2 (9 untersuchte Metaphasen) konnten keine veränderten Bandenmuster festgestellt werden.

(Beide Pflanzen hatten eine Fertilität von 10 %. Die Karyogramme wurden nicht abgebildet.)

Karyogramm der Pflanze 237 I/20-3



Diese Pflanze hat reduzierte Banden an einem kurzen Arm von Chromosom 1R und an einem langen Arm von Chromosom 2R. Die Banden an den kurzen Armen der Chromosomen 3R sind noch schwach ausgeprägt.

Bei der Untersuchung der Meiose wurden Quadrivalente gefunden (Abb. 20).

(Es wurden 4 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 31,9 %.)

Von Pflanze 237 I/20-4 konnte kein Karyogramm erstellt werden.

Karyotyp der Pflanze 237 I/25a-3



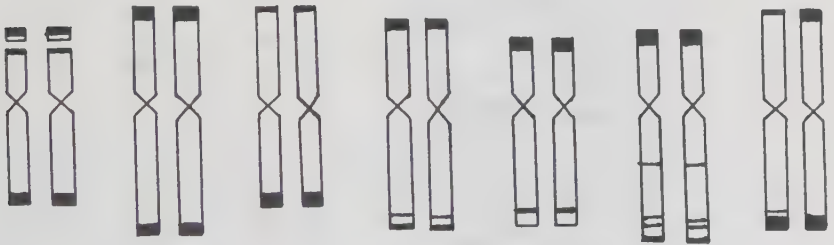
Karyotyp der Pflanze 237 I/25a-4



Die Pflanzen 237 I/25a-1 bis 237 I/25a-4 und 237 I/25b-1 bis 237 I/25b-10 stammen von zwei Mutterpflanzen ab, die ursprünglich aus dem Zwilling 237 I/25 hervorgegangen sind, der in die Pflanzen a und b getrennt wurde.

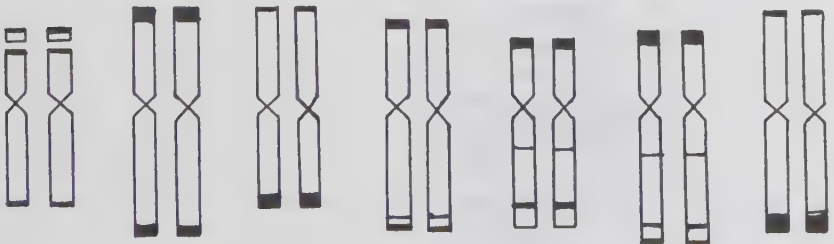
Bei den Pflanzen 237 I/25a-1 (2 untersuchte Metaphasen) und 237 I/25a-2 (3 untersuchte Metaphasen) konnten keine auswertbaren Karyogramme hergestellt werden.

Karyogramm der Pflanze 237 I/25a-3



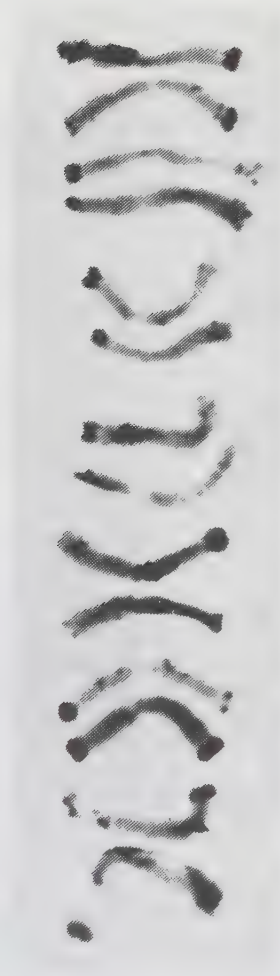
Bei dieser Pflanze ist eine Bande am kurzen Arm von Chromosom 7R reduziert. (Es wurden 2 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 7 %.)

Karyogramm der Pflanze 237 I/25a-4

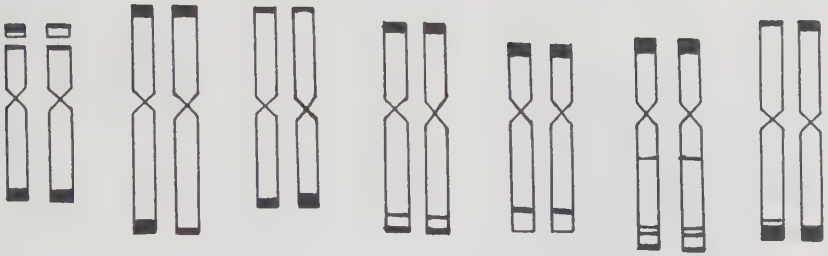


Die Banden an den kurzen und den langen Armen der Chromosomen 1R sind reduziert, ebenso die Banden an den kurzen Armen der Chromosomen 7R. (Es wurden 6 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 15 %.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/25b-1



Karyogramm der Pflanze 237 I/25b-1



Die Banden am kurzen Arm der Chromosomen 1R und 7R sind reduziert, ebenso die Banden am langen Arm von Chromosom 2R. Bei Chromosom 3R ist eine Bande am langen Arm stärker ausgeprägt, die Banden an den kurzen Armen nur schwach.

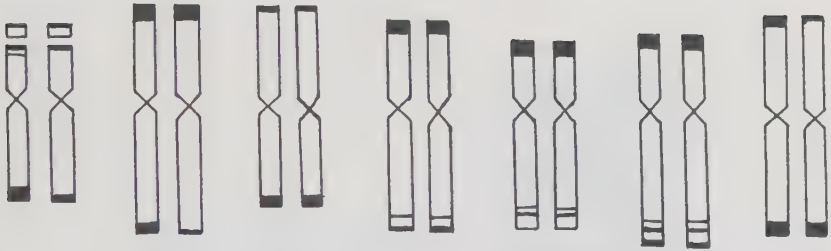
(Es wurden 5 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 47 %.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/25b-2



Abb. 21: Pflanze 237 I/25b-2
Metaphase I
bandenheteromorphes Bivalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/25b-2



Die Banden an den kurzen Armen und an einem langen Arm von Chromosom 1R sind reduziert, ebenso eine Bande am langen Arm von Chromosom 2R und am kurzen Arm von Chromosom 7R.

In der Meiose trat ein bandenheteromorphes Bivalent auf (Abb. 21).

(Es wurden 3 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 78 %.)

Von Pflanze 237 I/25b-3 konnte kein Karyogramm erstellt werden.

Karyotyp der Pflanze 237 I/25b-4

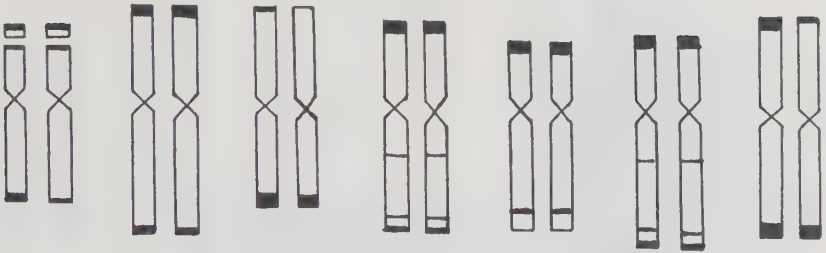


Abb. 23: Pflanze 237 I/25b-4
Metaphase I
bandenheteromorphes
Bivalent



Abb. 22: Pflanze 237 I/25b-4
Metaphase I
bandenheteromorphes
Bivalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/25b-4



Die Banden an den langen Armen der Chromosomen 1R und 2R sind reduziert, ebenso die Banden am kurzen Arm von Chromosom 7R. An einem Chromosom 3R fehlt die Bande am kurzen Arm, am anderen ist sie nur schwach ausgebildet.

In der Meiose wurde ein bandenheteromorphes Bivalent nachgewiesen (Abb. 22 und Abb. 23).

(Es wurden 2 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 27 %.)

Von Pflanze 237 I/25b-5 konnte kein Karyogramm erstellt werden.

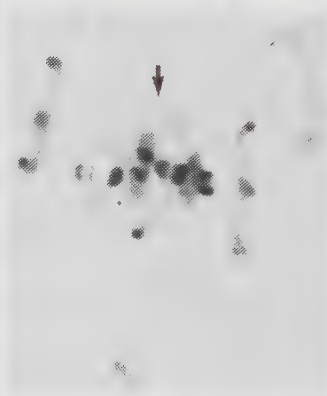
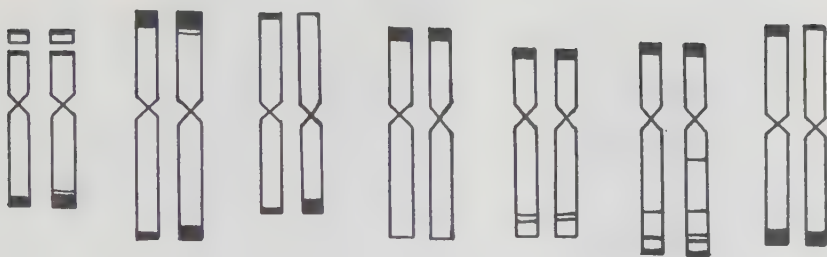


Abb. 24: Pflanze 237 I/25b-6
Metaphase I
bandenheteromorphes Bivalent

+ 1 Weizenchromosom

Karyogramm der Pflanze 237 I/25b-6



Die Banden an den kurzen Armen der Chromosomen 1R sind reduziert, ebenso eine Bande am langen Arm von Chromosom 2R und eine Bande am kurzen Arm von Chromosom 7R. Bei einem Chromosom 3R fehlt die Bande am kurzen Arm, die Bande am langen Arm ist kräftiger. Die Banden an den langen Armen von Chromosom 4R sind nicht erkennbar.

In der Meiose konnte ein bandenheteromorphes Bivalent nachgewiesen werden (Abb. 24).

(Es wurde 1 Metaphaseplatte ausgewertet. Die Pflanze war steril.)

Karyotyp der Pflanze 237 I/25b-7



+ 1 Weizenchromosom

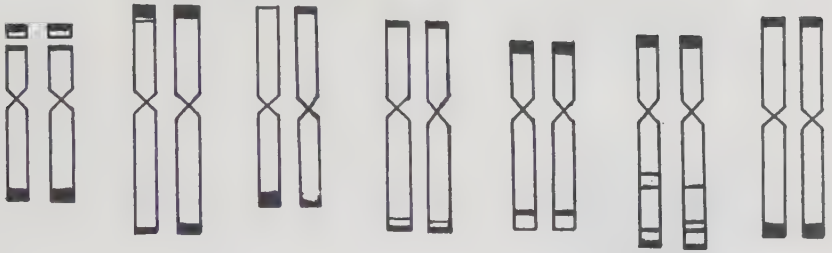


Abb. 26: Pflanze 237 I/25b-7
Metaphase I
Univalent mit Bandenverlust



Abb. 25: Pflanze 237 I/25b-7
Metaphase I
Quadrivalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/25b-7



Die Bande an einem langen Arm von Chromosom 2R reduziert. Bei einem Chromosom 3R fehlt die Bande am kurzen Arm und die Bande am langen Arm ist sehr dick.

In der Meiose wurden Quadrivalente und Bandenverlust an einem Univalent nachgewiesen. (Abb. 25 und Abb. 26).

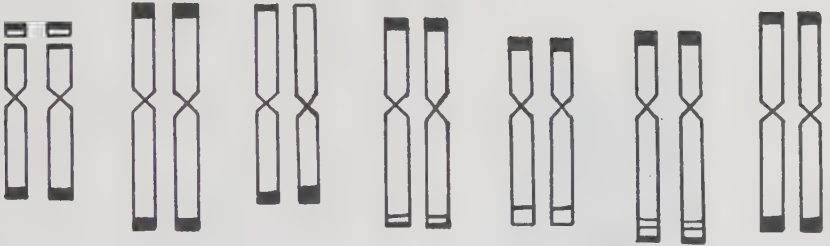
(Es wurden 2 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze war steril.)

Von Pflanze 237 I/25b-8 konnte kein Karyogramm erstellt werden.



Abb. 27: Pflanze 237 I/25b-9 - Metaphase I
bandedheteromorphes Bivalent

Karyogramm der Pflanze 237 I/25b-9



Bei einem Chromosom 3R fehlt die Bande am kurzen Arm, während die Bande am langen Arm sehr kräftig ist.

In der Meiose wurde ein bandenheteromorphes Bivalent gefunden (Abb. 27).

(Es wurden 4 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 31 %.)

Von Pflanze 237 I/25b-10 konnte kein auswertbares Karyogramm erstellt werden.

Karyotyp der Pflanze 224 I/3-2



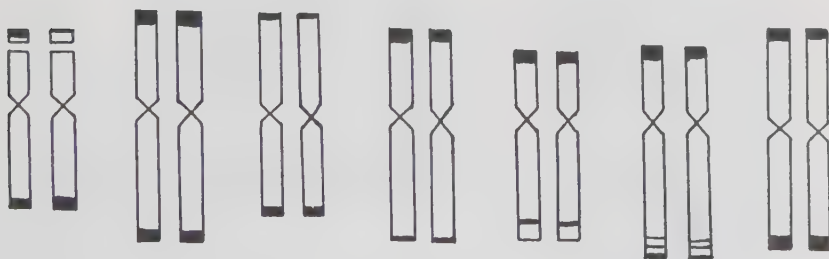
Abb. 28: Pflanze 224 I/3-2
Metaphase I
bandenheteromorphes Bivalent

Die im folgenden behandelten Pflanzen stammen von der 4x/3-Triticale-Mutterlinie E72 ab.

Die Pflanzen 224 I/3-1 und 224 I/3-2 stammen von einer Mutterpflanze ab.

Von Pflanze 224 I/3-1 konnte kein auswertbares Karyogramm erstellt werden.

Karyogramm der Pflanze 224 I/3-2



Am kurzen Arm von Chromosom 1R ist die Bande reduziert. Dies ist auch in der Meiose durch ein heteromorphes Bivalent nachweisbar (Abb. 28).

(Es wurden 3 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 6 %.)

226 1/12

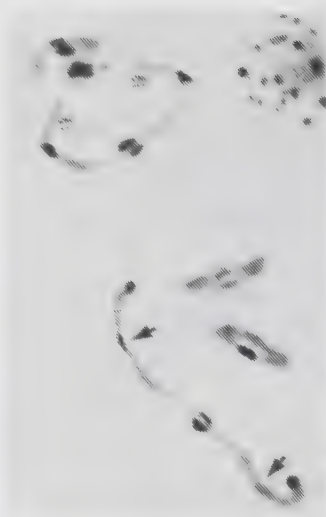


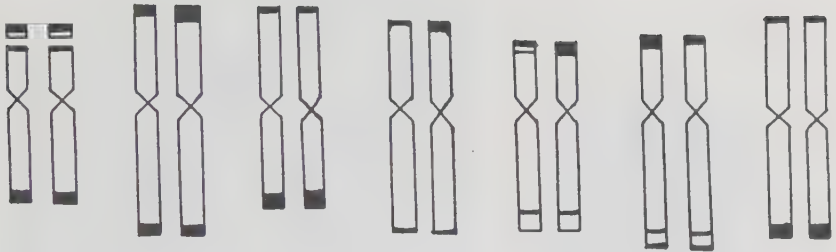
Abb. 29



Abb. 30

Pflanze 224 1/15-1 - Metaphase I
2 Quadrivalente pro. Zelle und Bandenverlust
in einem Quadrivalent (Pfeile)

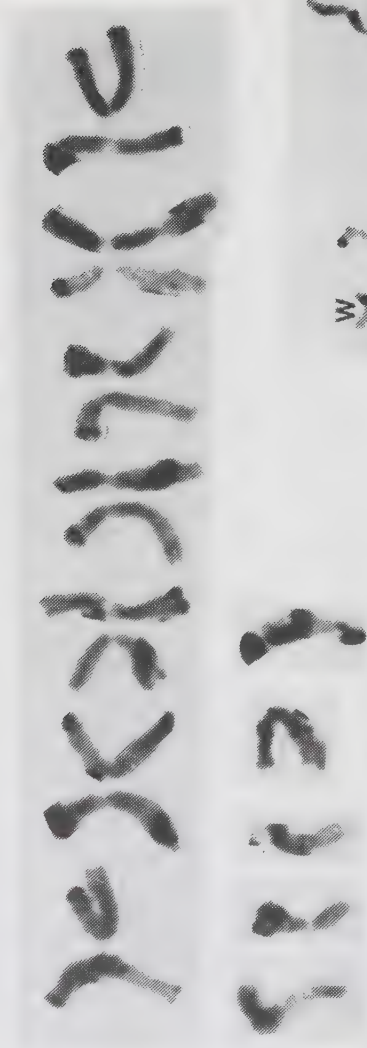
Karyogramm der Pflanze 224 I/15-1



An den kurzen Armen der Chromosomen 4R sind die Banden schwach, am kurzen Arm von Chromosom 5R ist die Endbande schwach, zusätzlich tritt eine schmale Bande auf.

Bei der Untersuchung der Meiose wurden pro Pollenmutterzelle 2 Quadri-valente gefunden und auch ein Bandenverlust festgestellt, der aber einem bestimmten Chromosom nicht zugeordnet werden konnte (Abb. 29 und Abb. 30).

(Es wurden 6 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 4 %.)



+ 5 Weizenchromosomen



Abb. 31: Pflanze 224 I/16-3 - Metaphase I

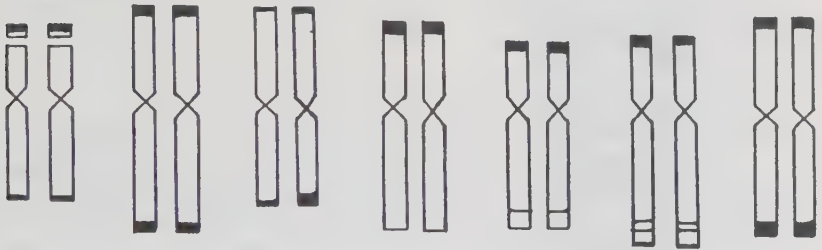
Chromosom 1R ist an einem
Quadrivalent beteiligt

Die Pflanzen 224 I/16-1 bis 224 I/16-4 stammen von einer Mutterpflanze ab.

Bei Pflanze 224 I/16-1 konnte kein auswertbares Karyogramm erstellt werden.

Bei Pflanze 224 I/16-2 konnte kein verändertes Bandenmuster festgestellt werden. (Es wurden 3 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 5 %. Das Karyogramm ist nicht dargestellt.)

Karyogramm der Pflanze 224/I-16-3



Die Banden am langen Arm von Chromosom 1R sind reduziert. Weitere Veränderungen sind in der Mitose nicht nachweisbar. In der Meiose konnten Quadri- und Trivalente gefunden und gezeigt werden, daß Chromosom 1R einige Male Univalente bildet, in anderen Pollenmutterzellen sich aber auch an der Bildung von Tri- und Quadrivalenten beteiligt (Abb. 31 und Abb. 32). (Es wurde 1 Metaphaseplatte ausgewertet. Die Pflanze hatte 3,1 % Fertilität.)

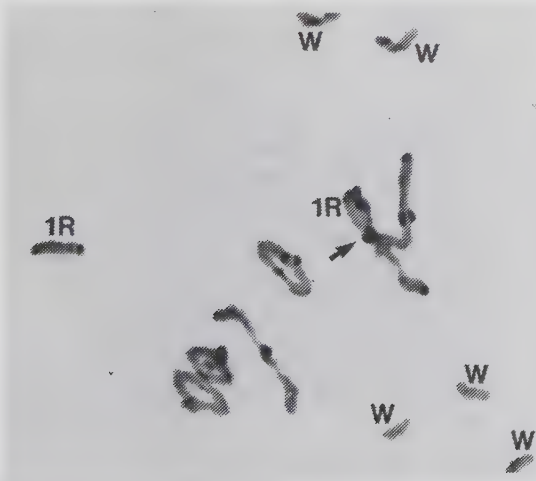
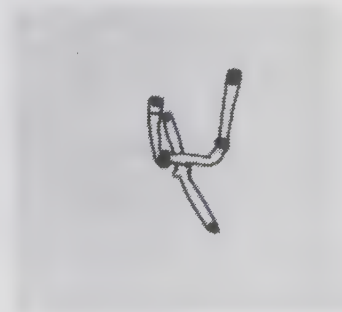


Abb.32 : Pflanze 224I/16-3

Überschneidung eines Trivalentes mit einem Bivalent (➔)



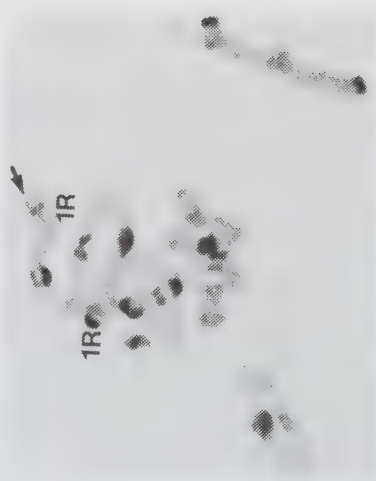
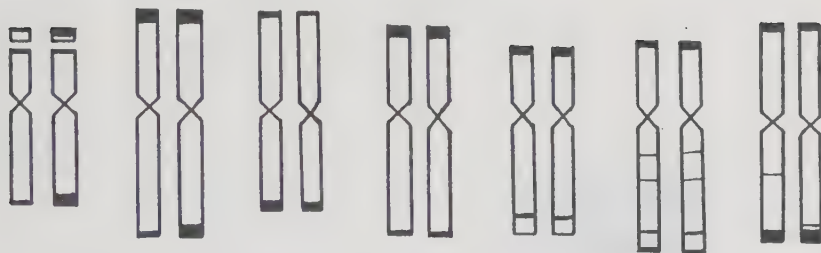


Abb. 33: Pflanze 224 I/19-1 - Metaphase I
Quadrivalent sowie Bandenverlust
in Chromosom 1R

Karyogramm der Pflanze 224 I/19-1



Diese Pflanze hat Bandenverluste am kurzen und am langen Arm von Chromosom 1R. Weitere Bandenveränderungen sind nicht feststellbar.

In der Meiose wurden Quadrivalente gefunden. Der Bandenverlust am kurzen Arm von Chromosom 1R läßt sich in der Meiose bestätigen (Abb. 33).

(Es wurden 3 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 40 %.)

Karyotyp der Pflanze 224 I/21-1



Abb. 34: Pflanze 224 I/21-1
Metaphase I
Hexavalent

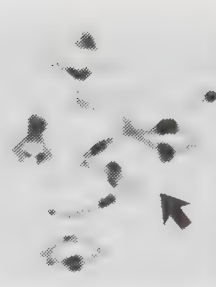
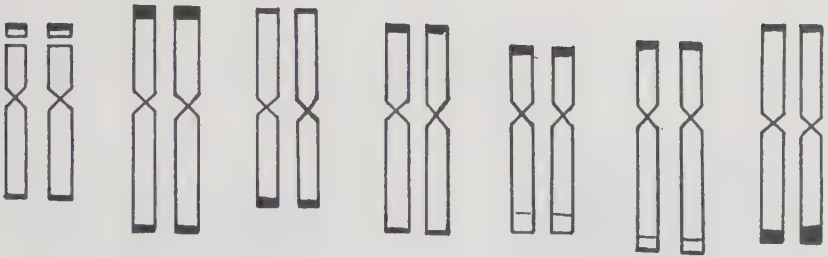


Abb. 35: Pflanze 224 I/21-1
Metaphase I
Hexavalent

Karyogramm der Pflanze 224 I/21-1



Diese Pflanze hat reduzierte Banden am kurzen und am langen Arm von Chromosom 1R. Weitere Bandenveränderungen sind nicht sicher feststellbar.

In der Meiose wurden Hexa-, Penta-, Quadri- und Trivalente gefunden (Abb. 34 und Abb. 35).

(Es wurden 3 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 27 %.)

Karyotyp der Pflanze 224 I/22-1

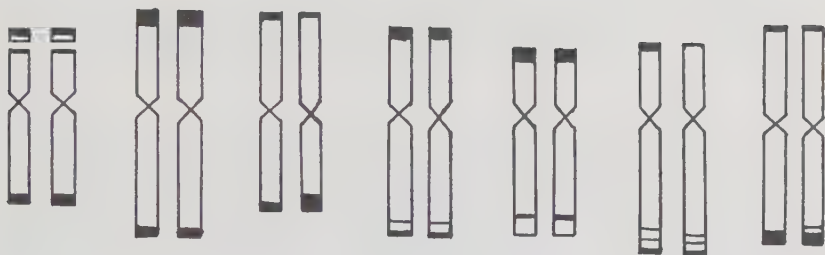


Abb. 36: Pflanze 224 I/22-1
Metaphase I
bandenheteromorphes
Bivalent



Abb. 37: Pflanze 224 I/22-1
Metaphase I
bandenheteromorphes
Bivalent

Karyogramm der Pflanze 224 I/22-1



Die Banden an den kurzen Armen von Chromosom 7R sind reduziert. Bei einem Chromosom 3R ist die Bande am langen Arm dicker als beim Homologen. Bei Chromosom 6R ist eine Bande am kurzen Arm reduziert.

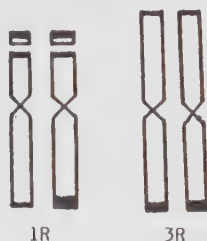
Dies läßt sich auch in der Meiose an einem bandenheteromorphen Bivalent bestätigen. Außerdem traten in der Meiose Quadrivalente auf. (Abb. 36 und Abb. 37)

(Es wurden 3 Metaphaseplatten untersucht. Die Pflanze hatte eine Fertilität von 39 %.)

In der F_3 wurden die Karyogramme von Pflanzen der Linien 231 I/1, 231 I/4 und 231 I/6 untersucht. Dabei wurde festgestellt, daß in diesem Material Bandenverluste am langen und am kurzen Arm von Chromosomen 1R auftraten. Chromosom 3R hatte bei einigen Pflanzen schwache Banden am kurzen Arm.

Aus den gesamten Ergebnissen kann man Rückschlüsse ziehen auf die Art der Bandenverluste und -änderungen, die sich in den F_1 -Pflanzen manifestiert haben. Auf diese Weise konnte bei insgesamt 20 F_1 -Pflanzen Bandenveränderungen nachgewiesen werden, wobei innerhalb einer Pflanze bis zu 4 Chromosomen betroffen sein konnten. (Es sind nur die charakteristischen Chromosomen dargestellt.)

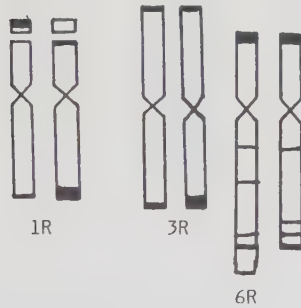
F_1 -Pflanze 231 I/1: Bandenverlust am langen Arm von Chromosom 1R, schwache Banden an den kurzen Armen von Chromosom 3R.



F_1 -Pflanzen 231 I/4 und 231 I/6: Bandenverluste am kurzen Arm von Chromosom 1R und am langen Arm von Chromosom 1R.



F₁-Pflanze 237 I/1: Bandenverluste am kurzen und am langen Arm von Chromosom 1R, schwache Banden an den kurzen Armen von Chromosom 3R, ein Chromosom 3R hat eine verstärkte Bande am langen Arm. Bei Chromosom 6R liegt eine Weizen-Roggen-Translokation vor.



F₁-Pflanze 237 I/15: Bandenverlust am kurzen Arm von Chromosom 1R. Am kurzen Arm von Chromosom 2R ist die Bande verstärkt. Eine Bande am langen Arm von Chromosom 3R ist verdickt.

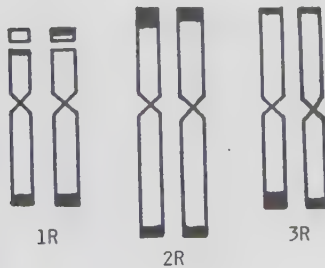


Abb. 17: 17: Bandenverlust am kurzen und am langen Arm von Chromosom 1R. Die Bande am kurzen Arm von Chromosom 4R ist reduziert.

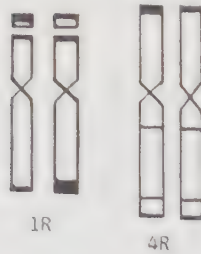
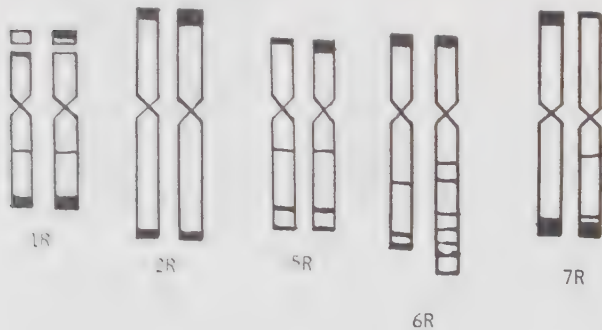
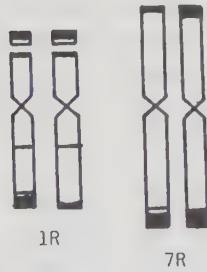


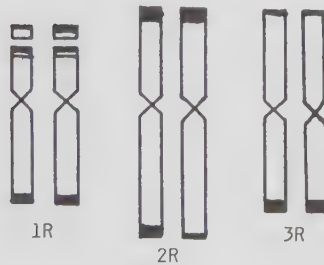
Abb. 18: 18: Bandenverlust am kurzen Arm von Chromosom 1R. Am kurzen Arm von Chromosom 2R ist eine Bande besonders kräftig. Bei Chromosom 5R ist die Bande am kurzen Arm reduziert. Bei einem Chromosom 6R liegt eine Weizen-Roggen-Translokation vor. An einem Chromosom 7R ist die Bande am kurzen Arm reduziert.



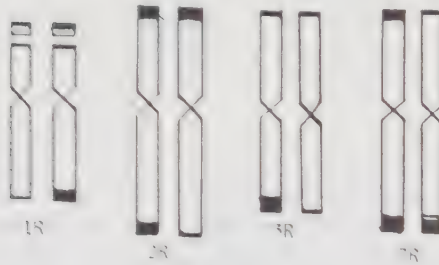
F₁-Pflanze 237 I/19: Am langen Arm von Chromosom 1R ist die Bande reduziert. Die Bande am kurzen Arm von Chromosom 7R ist reduziert.



F₁-Pflanze 237 I/20: Die Banden von einem kurzen Arm von Chromosom 1R und einem langen Arm von Chromosom 2R sind reduziert. Die Banden an den kurzen Armen von Chromosom 3R sind nur schwach ausgebildet.



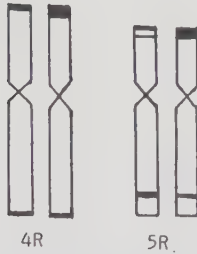
- 1) Aufgabe 18 (25): Die Banden am kurzen und langen Arm von Chromosom 1R sind reduziert. Die Bande am langen Arm von Chromosom 2R ist reduziert. Die Banden an den kurzen Armen von Chromosom 3R sind schwach, ein langer Arm von Chromosom 3R hat eine dickere Bande. Die Bande am kurzen Arm von Chromosom 7R ist reduziert.



- 2) Aufgabe 20 (15): Die Bande am kurzen Arm von Chromosom 1R ist reduziert.



F₁-Pflanze 224 I/15: Die Bande am kurzen Arm von Chromosom 4R ist reduziert, am kurzen Arm von Chromosom 5R tritt an Stelle einer starken Endbande eine Doppelbande auf.



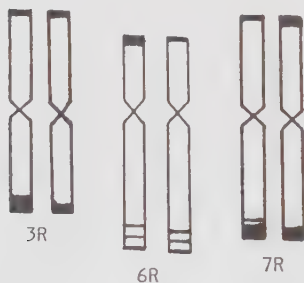
F₁-Pflanze 224 I/16: Bandenverlust am langen Arm von Chromosom 1R.



F_1 -Pflanzen 224 I/19
und 224 I/21: Bandenverlust am kurzen und am langen Arm von
Chromosom 1R.



F_1 -Pflanze 224 I/22: Die Bande an einem langen Arm von Chromosom 3R
ist verstärkt. Die Banden am kurzen Arm von Chromo-
som 6R und am kurzen Arm von Chromosom 7R sind
reduziert.



In der Bilanz der Bandenveränderungen fällt auf, daß die Chromosomen 1R
bis 7R unterschiedlich häufig von Veränderungen der Giemsa-C-Banden
betroffen waren.

Tab. 17: Übersicht über die Häufigkeit der Bandenveränderungen der Chromosomen der 20 F_1 -Pflanzen

	1R		2R		3R		4R		5R		6R		7R	
	S	L	S	L	S	L	S	L	S	L	S	L	S	L
Verluste	9	8	-	2	(10)*-		2	-	2	-	1	-	4	-
Verstärkungen	-	-	2	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-
W-R-Translok.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-

* Die Bandenverluste von Chromosom 3R sind wahrscheinlich nicht durch den Effekt der Bestrahlung entstanden, da schon die Bestäuberlinie FR16 schwache Banden an Chromosom 3R aufwies und auch Kontrolllinien schwache Banden an diesem Chromosom hatten.

Chromosom 1R ist am häufigsten (17 mal) von Bandenverlusten betroffen, bei 7R wurden 4 Bandenverluste und bei den Chromosomen 4R, 5R und 6R wenig Bandenveränderungen (1 - 2) gefunden. Dies kann aber auch auf die Schwierigkeiten bei der Auswertung der Präparate zurückgeführt werden, denn diese Banden waren häufig schwach, was aber nicht in sämtlichen ausgewerteten Zellen der Fall war, wie bei den Veränderungen an den übrigen Chromosomen.

Zur Beurteilung der Effektivität der Bestrahlung in bezug auf die Fähigkeit, das Giemsa-Bandenmuster zu verändern, wurde berechnet, wieviel Prozent der untersuchten F_2 -Pflanzen ein verändertes Bandenmuster aufwiesen.

Von 31 Pflanzen der Kontrollserien hatte keine eine Bandenveränderung, während von 61 F_2 -Pflanzen (Nachkommen bestrahlter F_1) 29 Pflanzen ein verändertes Bandenmuster hatten, d. h. 47 %.

3.7 Untersuchung der Meiose

3.7.1 Untersuchung der Metaphase I der F_1 -Pflanzen

Es wurden bestrahlte und unbestrahlte F_1 -Pflanzen untersucht. Alle F_1 -Pflanzen stammen von 4x/3-Triticalelinien ab, wobei aber in der Abstammung 2 Unterlinien unterschieden werden müssen.

Die Serien 235, 236, 231I und 233II stammen von der Linie K69/7 ab, während die Serien 222, 221I und 223II von der Linie E72 abstammen.

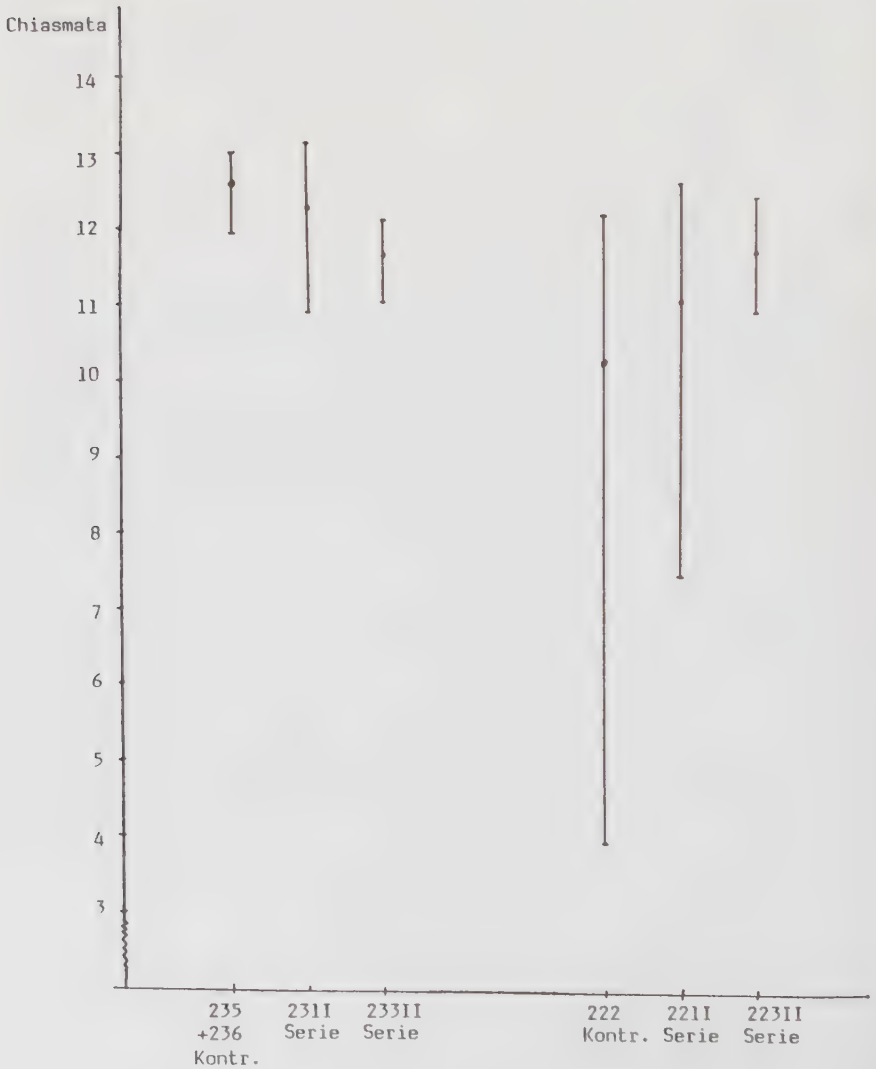
Die F_1 -Pflanzen hatten 21 Chromosomen, 14 Roggen- und 7 Weizenchromosomen. Daher war zu erwarten, daß in Metaphase I der Meiose in den Pollenmutterzellen 7 Bivalente aus den Roggenchromosomen und 7 Univalente von den 7 Weizenchromosomen gebildet werden. Von dieser Erwartung wichen die meisten Serien ab.

Tabelle 18 zeigt, daß diejenigen Serien, die von der 4x/3-Triticalelinie K69/7 abstammen, eine niedrigere Univalentfrequenz und eine höhere Paarungsneigung der Chromosomen aufwiesen als die Serien, die von der 4x/3-Triticalelinie E72 abstammen. Dies verdeutlicht auch die Grafik (Abb. 38) auf Seite 106.

Tab. 18: Durchschnittswerte für Univalente, Bivalente, Multivalente und Chiasmata in der F_1

4x/3 Trc- Mutter- linie	Serie	Anzahl Pfl./PMZ	Ø Univ./ PMZ	Ø Biv./ PMZ	Ø Multiv./ PMZ	Ø Chiasmata/ PMZ	Streubreite d. Einzelpfl.		
K69/7	Kontr. 235 +236	9 507	7,06	6,89	0,04	12,63	11,98	-	13,02
	5kR $\frac{1}{2}$ 231I	11 517	7,24	6,79	0,048	12,32	10,92	-	13,17
	10kR $\frac{1}{2}$ 233II	2 103	7,505	6,26	0,26	12,32	11,08	-	12,16
E72	Kontr. 222	8 436	8,58	6,02	0,106	10,34	3,98	-	12,25
	ohne Pflanze 222/1	7 386	7,7	6,38	0,12	11,24	9,86	-	12,25
	5kR $\frac{1}{2}$ 221I	5 253	7,94	6,15	0,21	11,13	7,52	-	12,68
	10kR $\frac{1}{2}$ 223II	3 151	7,22	6,25	0,25	11,81	11,0	-	12,51

Abb. 38: Chiasmafrequenzen der F_1 -Pflanzen
(Mittelwerte der Linien, Streubreite der Chiasmafrequenzen)



Die Pflanzen der Serien 235 und 236 zeigten bei einer Chromosomenzahl von $2n = 21$ ein meiotisches Verhalten, das der Erwartung von 7 Bi- und 7 Univalenten sehr nahe kommt. Die Bildung von Multivalenten war selten, die Chiasmafrequenz war relativ hoch.

Die Serien 231I und 233II zeigten den Einfluß der Strahlenwirkung. Die Univalent- und die Multivalentfrequenzen stiegen an, die Chiasmafrequenz nahm ab. Die Bestrahlung hatte also einen zweiseitigen Effekt, daß einerseits die Paarung in den Bivalenten abnahm, andererseits Univalente, aber auch Multivalente, häufiger wurden.

Bei Serie 222 gab es einen drastischen Paarungsausfall gegenüber den Erwartungswerten. Besonders die Pflanze Nr. 222/1, bei der bis zu 21 Univalente auftraten, verdeutlicht das irreguläre meiotische Verhalten dieser Serie (Abb. 39 und Abb. 40).

Die beiden bestrahlten Serien 221I und 223II zeigten im Vergleich zur Kontrolle weniger Univalente, aber der Einfluß der Bestrahlung auf die Anzahl der Multivalente ist deutlich erkennbar, obwohl die unbestrahlte Serie 222 schon im Vergleich zur Kontrollserie 235 und 236 eine Neigung zur Multivalentenbildung zeigte. Die durchschnittliche Chiasmafrequenz dieser Kontrolle war sehr niedrig, bei den Einzelpflanzen reichte die Streubreite sogar unter 4 Chiasmata/PMZ. Diese starke Streuung ist für eine Kontrolle ungewöhnlich. Die Ursachen hierfür sind zur Zeit nicht erklärbar. Die Grafik (Abb. 38) zeigt, daß die Chiasmafrequenzen stärker nach unten als nach oben streuen.

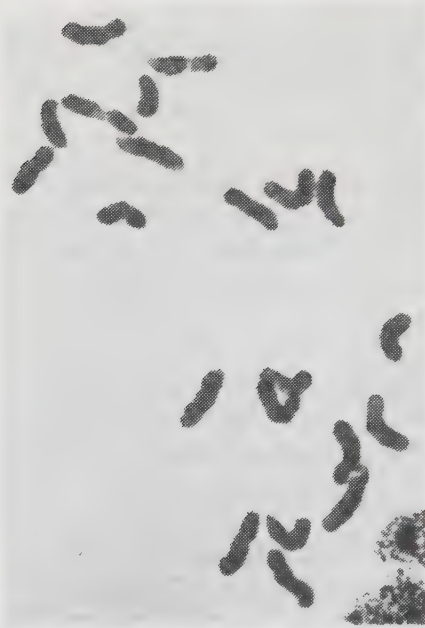


Abb. 39: F_1 -Pflanze 222/1
21 Univalente

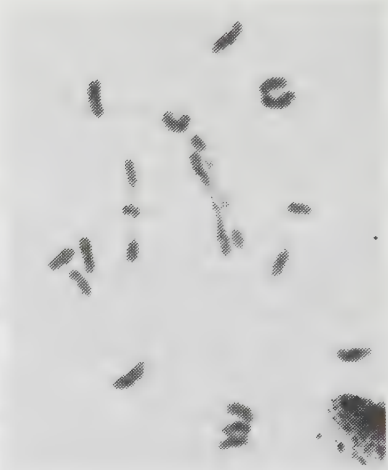


Abb. 40: F_1 -Pflanze 222/1
15 Univalente
3 Stabbivalente

3.7.2 Untersuchung der Metaphase I der F_2 -Pflanzen

Es wurden die Nachkommen bestrahlter und unbestrahlter F_1 -, sowie in zwei Generationen bestrahlte F_2 -Pflanzen untersucht. In der Abstammung muß wie in der F_1 auch nach den 4x/3-Tritcalelinien K69/7 und E72 unterschieden werden.

Die Pflanzen wurden in Serien zusammengefaßt, wobei innerhalb der Serien nach Chromosomenzahl getrennt wurde, da die F_2 -Pflanzen $2n = 14$ Chromosomen bis $2n = 19$ Chromosomen aufwiesen.

Tab. 19: Untersuchung der Meiose der F_2 -Pflanzen

4x/3 Trec-M.- Linie		Anzahl Pfl. PMZ	Ø Univ./ PMZ	Ø Biv./ PMZ	Ø Multiv. PMZ	Ø Chiasm./ PMZ	Streubreite d. Einzelpfl.		
K69/7	Kontr. 235	6	325	0,07	6,7	0,15	12,89	10,9	- 13,82
	Serie +236								
	Pfl.m. 2n=14								
	in F_1 5 kR $\frac{1}{2}$								
	Serie 231I								
	+237I								
	Pfl.m. 2n=14	22	1186	1,04	5,9	0,29	11,93	1,21	- 13,82
	Pfl.m. 2n=15	5	258	1,6	6,37	0,17	11,6	9,36	- 13,3
	Pfl.m. 2n=16	3	131	3,16	6,38	0	10,92	7,29	- 13,25
	Pfl.m. 2n=19	1	59	5,88	4,64	0,76	9,63	-	-
	in $F_1 + F_2$ $\frac{1}{2}$								
	Serie I237I								
	Pfl.m. 2n=14	4	201	0,13	4,42	1,23	12,69	12,34	- 13,12
	Pfl.m. 2n=15	1	50	1,66	6,24	0,3	10,2	-	-
E72	Kontr. 222								
	Serie								
	Pfl.m. 2n=14	2	111	0,11	6,94	0	12,73	12,34	- 13,12
	Pfl.m. 2n=15	1	65	1,34	6,83	0	12,32	-	-
	in F_1 5kR $\frac{1}{2}$								
	Serie 224I								
	Pfl.m. 2n=14	6	329	0,12	5,22	0,8	12,56	11,52	- 13,43
	Pfl.m. 2n=15	2	124	3,94	4,87	0,39	8,87	4,73	- 13,0
	Pfl.m. 2n=19	1	50	5,51	5,16	0,82	10,72	-	-
	in $F_1 + F_2$ $\frac{1}{2}$								
	Serie I224I								
	Pfl.m. 2n=14	3	163	0,21	4,53	1,17	12,59	11,8	- 13,27

Tabelle 19, sowie Abbildung 41 und Abbildung 42 zeigen, daß die Werte der Serien in der F_2 stark streuten.

In allen Serien wurden Univalente gebildet, auch bei den Kontrollpflanzen mit $2n = 14$ Chromosomen. Die Chiasmenfrequenz der Kontrollserien war etwas niedriger als bei Normalroggen. JAISER-GERLACH (1979) gibt für die Sorte 'Pekuro' den Mittelwert von 13,04 Chiasmata/Pollenmutterzelle an und für die Werte der Einzelpflanzen eine Streubreite von 11,93 - 13,47.

Aneuploide Pflanzen bildeten mehr Univalente, als die Zahl der überzähligen Chromosomen erwarten ließ. Die zusätzlichen Chromosomen führen also auch zu einem Paarungsausfall bei den anderen Chromosomen, die eigentlich Bivalente bilden sollten.

Zusätzlich bewirkte der Einfluß der Bestrahlung ein Absinken der Chiasmenfrequenz. Andererseits traten bei den Nachkommen der bestrahlten F_1 -Pflanzen häufiger Multivalente auf, was einen Rückschluß auf induzierte Translokationen erlaubt.

Die Multivalentbildung war bei denjenigen F_2 -Pflanzen, die in zwei Generationen bestrahlt wurden, noch weiter angestiegen. Hier hatte jede Pflanze 1 - 2 Multivalente pro Pollenmutterzelle gebildet.

Abb. 41: Chiasmafrequenzen der F_2 -Pflanzen
(Mittelwerte der Serien, Streubreite der Chiasmenfrequenzen)
(Abstammung 4×3 Trc Mutterlinie K69/7)

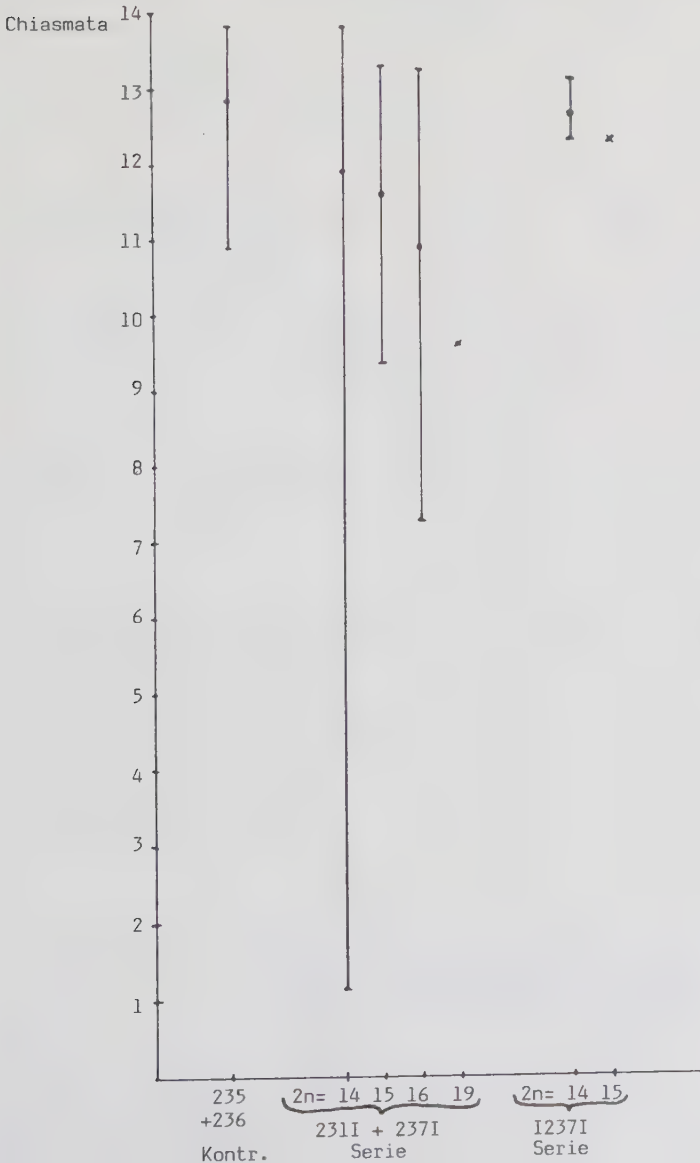
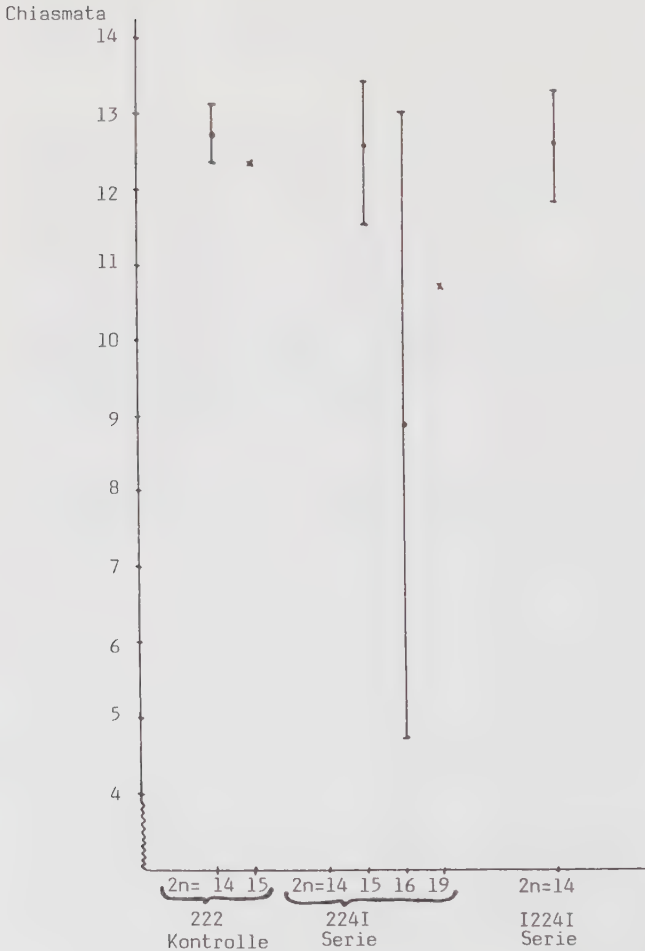


Abb. 42: Chiasmenfrequenzen der F_2 -Pflanzen
(Mittelwerte der Serien, Streubreite der Chiasmenfrequenzen)
Abstammung $4x/3$ Trc Mutterlinie E72



3.7.2.1 Untersuchung der Paarungshäufigkeit zwischen Weizen- und Roggenchromosomen in der F_2

Bei der Auswertung der Meiose mit Hilfe der Giemsa-Färbung wurde auch untersucht, ob bei den aneuploiden Pflanzen Paarungen zwischen den Weizen- und den Roggenchromosomen auftreten. Dabei zeigte sich, daß die Weizenchromosomen in der Regel Univalente bilden.

Von den 12 untersuchten aneuploiden F_2 -Pflanzen wurden bei 7 Pflanzen Multivalente gefunden.

Bei 4 Pflanzen (Pflanzen Nr. 237 I/1-3, 237 I/1-7, I237 I/6 und 224 I/16-3) wurden Tri- und Quadrivalente innerhalb des Roggenchromosoms gebildet, während die Weizenchromosomen als Univalente vorlagen.

Nur bei 3 Pflanzen konnten neben der Multivalentbildung innerhalb des Roggen-genoms an einigen Pollenmutterzellen eine Paarung zwischen Roggen- und Weizenchromosomen festgestellt werden. Diese Paarungen fanden vorwiegend im Trivalent statt.

Bei Pflanze 224 I/16-4 ($2n = 15$) wurde neben einem Trivalent auch eine Pollenmutterzelle mit einem Weizen-Roggen-Bivalent und einem ungepaarten Roggenchromosom gefunden (Abb. 43 und Abb. 44).

Bei Pflanze 237 I/18-6 ($2n = 16$) wurde ein Trivalent mit 2 Roggen- und 1 Weizenchromosom gefunden (Abb. 17, Seite 58).

Bei Pflanze 237 I/25b-6 ($2n = 15$) wurden ebenfalls ein Trivalent gefunden (Abb. 45).

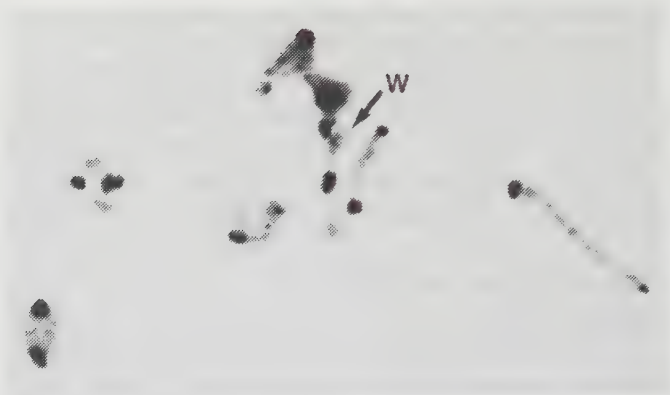


Abb. 43: Pflanze 224 I/16-4
Metaphase I
1 Trivalent (2 Roggen-
und ein Weizenchromosom)

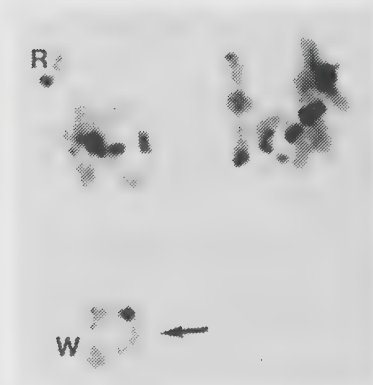


Abb. 44: Pflanze 224 I/16-4
Metaphase I
1 Bivalent (1 Roggen-
und 1 Weizenchromosom)
1 Roggenunivalent

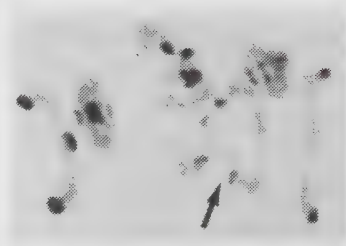


Abb. 45: Pflanze 237 I/25b-6
Metaphase I
1 Trivalent (2Roggen-
und 1 Weizenchromosom)

3.7.3 Untersuchung der Metaphase I der F_3 -Pflanzen

Es wurden Nachkommen unbestrahlter F_1 -Pflanzen, die von den 4x/3-Triticale-Mutterlinien K69/7 und E72 abstammen, untersucht, sowie Nachkommen bestrahlter F_1 -Pflanzen, die von K69/7 abstammen.

Sämtliche untersuchten F_3 -Pflanzen hatten $2n = 14$ Chromosomen.

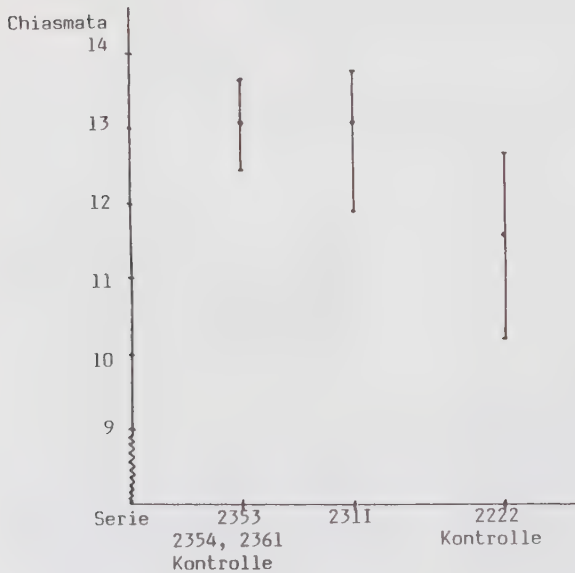
Tab. 20: Durchschnittswerte für Univalente, Bivalente, Multivalente und Chiasmata in der F_3

4x/3 Trc-M.-Linie	Serie	Anzahl Pfl.	Ø Univ./PMZ	Ø Biv./PMZ	Ø Multiv./PMZ	Ø Chiasmata/PMZ	Streubreite d. Einzelpfl.	
K69/7	Kontr. 2353, 2354 + 2361	9	449	0,03	5,96	0,48	13,09	12,44 - 13,65
	in F_1 5 kR γ 2311	19	1034	0,1	6,83	0,06	13,08	11,86 - 13,75
E72	Kontr. 2222	7	369	0,71	6,64	0	11,54	10,18 - 12,65

Bei der Untersuchung der Meiose der F_3 zeigte sich, daß bei Linie 2222, die von der 4x/3 Trc Linie abstammt, in der F_3 die Chiasmatafrequenz gegenüber der F_2 wieder abnahm, während sie bei der anderen Linie, die von der 4x/3 Trc Linie K69/7 abstammt, von F_1 über F_2 bis F_3 anstieg. In dieser Linie wurde auch ein stetiger Anstieg der Multivalentfrequenz von Generation zu Generation beobachtet, während bei der Linie, die von E72 abstammt, in der F_1 mehr Multivalente als in der Vergleichslinie gebildet wurden, aber in F_2 und F_3 keine mehr auftraten.

Überraschenderweise traten in der Linie 2311 fast keine Multivalente auf (0,06). Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß erst wenige F_2 -Linien, die von bestrahlten Pflanzen abstammen, wieder ausgesät und untersucht wurden. Es ist möglich, daß in diesem Fall die Stichprobe noch zu klein war.

Abb. 46: Chiasmenfrequenzen der F_3 Pflanzen
(Mittelwerte der Serien, Streubreite der Chiasmenfrequenzen)



3.7.4 Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums

3.7.4.1 Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums der F_1

Es wurden die durchschnittlichen Werte der Mikrokerne pro Dyadenhälfte und pro Tetradenviertel ermittelt. Es wurde wieder nach Abstammung von den 4x/3-Triticale-Mutterlinien unterschieden.

Tab. 21: Durchschnittliche Anzahl Mikrokerne pro Dyadenhälfte und pro Tetradenviertel in der F_1

4x/3 Trc-M.-Linie		Anzahl Pflanzen	Ø Mikrokerne/Dyadenhälfte	Ø Mikrokerne/Tetradenviertel
K69/7	Kontrolle 235 + 236	9	1,15	0,68
	5 kR $\frac{1}{2}$ Serie 231I	11	0,88	0,44
	10 kR Serie 233II	2	0,94	0,41
E72	Kontrolle 222	8	0,88	0,42
	5 kR $\frac{1}{2}$ Serie 221I	5	1,06	0,27
	10 kR $\frac{1}{2}$ Serie 223II	3	0,68	0,37

Tabelle 21 zeigt, daß Mikrokerne in der Anaphase I ausgeschlossen wurden, die in gleichen Anzahl wieder in der Anaphase II auftraten. Die Anzahl der Mikrokerne nahm in der 2. meiotischen Teilung gegenüber der 1. nicht zu.

Bei Serie 221I wurden sehr wenig Mikrokerne pro Tetradenviertel ermittelt. JAISER-GERLACH (1979) berichtete über das Problem bei vergleichbaren

F_1 -Linien die Anzahl der Mikrokerne exakt festzustellen, da sie stark in der Größe variierten bzw. sich die Tetraden schlecht quetschen ließen. Diese Probleme stellten sich in dieser Arbeit bei der Auswertung der Tetraden der F_1 -Pflanzen ebenfalls.

3.7.4.2 Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums der F_2

Für die Auswertung der Durchschnittswerte der Mikrokerne pro Dyadenhälfte und pro Tetradenviertel wurden die Serien nach denselben Kriterien zusammengefaßt wie für die Auswertung der Metaphase I.

Tab. 22: Durchschnittliche Anzahl Mikrokerne pro Dyadenhälfte und pro Tetradenviertel in der F_2

4x/3 Trc-M.-Linie	Serie	Anzahl Pflanzen	Ø Mikrokerne/Dyadenhälfte	Ø Mikrokerne/Tetradenviertel
K69/7	Kontrolle	6	0,01	0,02
	235+236			
	in F_1 5 kR $\downarrow$			
	Pfl. m. $2n=14$	22	0,11	0,1
	Pfl. m. $2n=15$	4	0,15	0,21
	Pfl. m. $2n=16$	3	0,7	0,51
	Pfl. m. $2n=19$	1	0,35	0,5
	in $F_1 + F_2$ $\downarrow$			
	Pfl. m. $2n=14$	4	0,01	0,03
	Pfl. m. $2n=15$	1	0,31	0,2
E72	Kontrolle	3	0	0,1
	222			
	in F_1 5 kR $\downarrow$			
	Pfl. m. $2n=14$	6	0,02	0,03
	Pfl. m. $2n=15$	2	0,1	0,27
	Pfl. m. $2n=19$	1	0,46	1,74
	in $F_1 + F_2$ $\downarrow$			
	Pfl. m. $2n=14$	3	0,03	0,03

Tabelle 22 zeigt, daß die aneuploiden Pflanzen wie erwartet mehr Mikrokerne ausschließen als die euploiden.

3.7.4.3 Auswertung des Dyaden- und Tetradenstadiums der F_3

Es wurden die gleichen Serien untersucht wie bei der Untersuchung der Metaphase I.

Tab. 23: Durchschnittliche Anzahl Mikrokerne pro Dyadenhälfte und pro Tetradenviertel in der F_3

4x/3 Trc- M.-Linie		Anzahl Pflanzen	Ø Mikrokerne/ Dyadenhälfte	Ø Mikrokerne/ Tetradenviertel
K69/7	Kontrolle	9	0,007	0,012
	2353,2354,2355			
	in F_1 5 kR ↓ 19		0,003	0,009
	Serie 2311			
E72	Kontrolle	7	0,02	0,05
	2222			

In der F_3 wurden nur euploide Pflanzen untersucht, die fast keine Mikrokerne ausschlossen.

4. DISKUSSION

4.1 Herstellung des alloplasmatischen Roggens

Der Weg, alloplasmatischen Roggen durch Kreuzung zwischen 4x-Triticale und 2x-Roggen herzustellen, ist sehr günstig, da schon in der F_2 ein Großteil und in der F_3 fast alle Nachkommen 14 Chromosomen besitzen. JAISER-GERLACH (1979) diskutierte die Vorteile dieser Methode gegenüber anderen Wegen, Alloroggen herzustellen. Auch SZIGAT (1980) und CAUDERON und BERNARD (1980) erhielten auf diese Weise Alloroggen.

Die verschiedenen 4x-Triticalelinien zeigten unterschiedlich gute Kreuzbarkeit mit 2x-Roggen, wobei der Ansatz ($4x/3 = 56,9\%$; $4x/2 = 22,1\%$) insgesamt schlechter als bei JAISER-GERLACH (1979) war, die bei der Linie Trc 4x/3 64 % Ansatz, bei der Linie Trc 4x/2 42 % Ansatz und bei der Linie Trc 4x/5 37,8 % Ansatz hatte. Eine Ursache für diesen schlechteren Ansatz kann im Jahreseinfluß liegen. Ebenso wie bei Jaiser-Gerlach konnte ein wesentlicher Einfluß der Roggenbestäuberlinie auf den Ansatz nicht festgestellt werden. HOHMANN (1984) dagegen stellte bei vergleichbaren Kreuzungen mit verschiedenen Roggen fest, daß perenne-Roggen den besten Ansatz, Inzuchtroggen den schlechtesten und Alloroggen einen Ansatz im mittleren Bereich lieferten.

Die Keimfähigkeit des unbestrahlten F_1 -Saatgutes der Kombination 4x/3-Triticale X 2x-Roggen war mit 100 % etwas besser als bei Jaiser-Gerlach, die 92,7 % Keimfähigkeit bei der gleichen Kombination hatte. Ihre anderen Linien hatten mit 37,8 - 47,6 % erheblich bessere Werte als die übrigen Linien der vorliegenden Arbeit. Die Keimfähigkeit der F_1 -Körner war vor allem von der mütterlichen Abstammung abhängig.

Auch Überlebensrate und Fertilität waren mit 100 % und 69 % bei Jaiser-Gerlach besser als bei den Linien, die hier untersucht wurden und die Werte von 88,9 % und 29,3 % hatten.

Dagegen war die Keimfähigkeit der F_2 mit 77,8 % besser als bei Jaiser-Gerlachs Linien, die 63,9 % hatten. Wie bei Jaiser-Gerlach lagen die Werte für Überlebensrate bei 60 % und für fertile Pflanzen bei 50 % in der F_2 und verbesserten sich in der F_3 um jeweils ca. 10 %.

Diese Steigerung lag daran, daß in der F_3 so gut wie keine aneuploiden Pflanzen vorhanden waren. Durch gezielte Selektion können diese Eigenschaften in den nächsten Generationen weiter verbessert werden. KROLOW (1974) wies auf gute Selektionsmöglichkeiten bei solchen Alloroggen hin.

4.2 Abregulierung der Chromosomenzahlen

Durch die indirekte Bestimmung der Chromosomenzahlen der effektiven Gameten der F_1 -Pflanzen wurde festgestellt, daß die Abregulierung der Chromosomenzahl hauptsächlich dadurch erfolgt, daß Pollenkörner mit mehr als 7 Chromosomen nicht voll funktionstüchtig sind. PIERITZ (1966) fand bei Untersuchungen an Triticale ebenfalls, daß aneuploide Pollenkörner stärker als aneuploide Eizellen in der Funktionstüchtigkeit gestört sind.

PILCH (1978) stellte an trisomen Roggenlinien fest, daß die Übertragung des zusätzlichen Chromosoms durch männliche und weibliche Gameten möglich ist. Allerdings kommt die Transmission durch aneuploide Pollenkörner ($n = 8$) gewöhnlich nur in geringem Prozentsatz vor, kann aber nicht ausgeschlossen werden. Nach KAMANQI und JENKINS (1963) beträgt sie 2,6 %.

METTIN et al. (1972) stellten an trisomen Roggenlinien fest, daß die Übertragung der Trisomie im Durchschnitt zu 15 % über die Eizellen erfolgte, während die Pollenkörner keine Trisomie übertrugen.

LAPINSKI et al. (1980) beobachteten bei Nachkommen (F_4) von Bastarden der Kreuzung (*Triticum persicum* × *T. dicoccoides*) × *Secale cereale* eine intensive Eliminierung der Weizenchromosomen, während das Roggengenom vollständig erhalten blieb. LUKASZEWSKI und APOLINARSKA (1980) berichteten, daß bei der Bestäubung der oben genannten Bastarde mit dem Pollen von

6x-Triticale, bzw. Roggen, es sich zeigte, daß Roggenpollen im Gegensatz zu Triticalepollen dazu neigt, Eizellen mit verringertem Bestand an Weizenchromosomen zu befruchten.

HOHMANN (1984) erhielt bei der Kreuzung zwischen 2x-Roggen (RR) als Mutter und 4x Trc ((AB)RR) als Pollenspender nicht wie erwartet Nachkommen mit 21 Chromosomen, sondern ausschließlich Pflanzen des Roggenphänotyps mit 14 Chromosomen. Bei dieser Kreuzung wurden Weizenchromosomen nicht übertragen.

Eine Abregulierung der Chromosomenzahl während der Pollenentwicklung kann während der Meiose der Pollenmutterzellen beobachtet werden, wenn man davon ausgeht, daß die überzähligen Chromosomen als Mikrokerne ausgeschlossen werden. Nach POHLER et al. (1980) sind Längsspaltungen von Univalenten während der Metaphase I die Ursache für Mikrokerne.

Bei der vorliegenden Untersuchung war es wahrscheinlich so, daß überzählige Chromosomen während der Pollenentwicklung als Mikrokerne ausgeschlossen wurden. In der F_1 trat die höchste Anzahl Mikrokerne pro Dyadenhälfte bzw. pro Tetradenviertel auf. In der F_2 hatten die aneuploiden Pflanzen deutlich mehr Mikrokerne aufzuweisen als die euploiden, während in der F_3 am abregulierten Material so gut wie keine Mikrokerne mehr auftraten.

Die Abregulierung ist ein Prozeß, der hauptsächlich durch den Ausschluß überzähliger Chromosomen als Mikrokerne in der Meiose und anschließender Selektion der euploiden Pollenkörner bei der Verschmelzung der Gameten erfolgt. Daneben spielt in geringerem Maße aber auch der Verlust einzelner Chromosomen im Laufe der Individualentwicklung einer Pflanze eine Rolle. Bei der Untersuchung der F_2 -Pflanzen wurden 3 Pflanzen gefunden, die in den Pollenmutterzellen je ein Chromosom weniger als in den Zellen der Wurzelspitzen aufwiesen. Bei einer Pflanze wurde in der Ähre Pollenmutterzellen mit $2n = 14$ und $2n = 15$ Chromosomen gefunden, was auch ein Hinweis dafür ist, daß einzelne Chromosomen durch Mitosestörungen verloren gehen können.

Auch SENF et al. (1981) fanden Pflanzen mit individuell variierenden Chromosomenzahlen bei Hybriden von 6x-Triticale x Roggen. Sie fanden bei einer Pflanze in den Wurzelspitzen Chromosomenzahlen von 25 - 29, bei einer anderen Pflanze von 27 - 29. Diese Variation wurde durch die Weizenchromosomen verursacht. Sie führten dieses Phänomen der intraindividuell variierenden Chromosomenzahl auf Mitoseaberrationen zurück, die eine unregelmäßige Verteilung der Tochterchromosomen auf die Spindelpole zur Folge haben. Dies wäre bei künstlich hergestellten Auto- und Allopoloiden in den ersten Generationen recht häufig und Ausdruck der noch unzureichenden cytotogenetischen Stabilität.

Dies wäre auch im vorliegenden Fall eine einleuchtende Erklärung, da sich das Material erst in der 2. Generation nach der Kreuzung von Triticale mit Roggen befand.

4.3 Problem der Sicherheit der Identifizierung einzelner Chromosomen durch Giemsa-C-Technik

Bei der Anwendung der Methode ergab sich die Schwierigkeit, genügend Präparate mit befriedigender Qualität des Bandenmusters herzustellen. Sogar bei der Auswertung eines einzigen Objektträgers zeigte sich, daß verschiedene Metaphaseplatten starke Unterschiede in der Ausprägung der Banden aufwiesen.

Auch andere Autoren (LUKASZEWSKI et al. 1982, LELLEY et al. 1978) berichteten über das Problem, gute Metaphaseplatten mit exzellent gespreiteten Chromosomen aus Roggenwurzelspitzen herzustellen, wie sie zum Herstellen von Karyogrammen von Einzelpflanzen nötig sind.

Auch die Färbedauer birgt Probleme in sich, da die Bandenregionen die Giemsa-Farbe unterschiedlich gut annehmen. DE VRIES und SYBENGA (1976) unterschieden zwischen den Bereichen der Banden. C-Banden im Centromerbereich traten nicht immer auf, falls sie aber auftraten, waren sie bei allen Chromosomen gleich. Endbanden waren charakteristisch für die einzelnen Chromosomen. Sie variierten in der Breite, einige Banden waren konstanter als andere, aber generell waren nur wenige stärker variabel. Einige sehr kleine Banden konnten in schwach gefärbten Zellen verschwinden. Zusätzlich wurden konstante und fakultative interstitielle Banden beschrieben. LELLEY et al. (1978) teilten die Banden nach Größe und damit erforderlicher Färbezeit in drei Kategorien ein. Je schmaler die Banden, umso längere Färbezeit war erforderlich.

Aus der Tatsache, daß verschiedene Zellen eines Präparates den Farbstoff unterschiedlich gut annahmen, ergaben sich Probleme für die Auswertung.

GILL und KIMBER (1974) berichteten, daß das Cytoplasma und übereinanderliegende Chromosomen die Auswertung erschweren.

Mehrere Präparate hatten eine unbefriedigende Qualität, was besonders die Auswertung der Banden an den kurzen Armen der Chromosomen 4R, 5R und 6R betraf, die oft nur schwach ausgeprägt waren. Dies war jedoch nicht in allen Metaphaseplatten einer Pflanze der Fall, so daß eine einigermaßen sichere Feststellung, daß bei diesen Chromosomen das Heterochromatin reduziert wurde, nur in wenigen Fällen getroffen werden konnte.

Auf eine weitere Unsicherheit, die dann eine Rolle spielt, wenn das Roggengenom im Triticale analysiert werden soll, wurde von einigen Autoren hingewiesen. DARVEY und GUSTAFSON (1975) hielten die Identifizierung einzelner Roggenchromosomen im Triticale durch Giemsa-Banding für möglicherweise nicht ausreichend und für ratsam, das Giemsa-Bandenmuster der Roggenchromosomen eines Triticale mit denen des Roggenelter zu vergleichen.

LUKASZEWSKI und APOLINARSKA (1983) stellten sogar fest, daß ursprünglich von ihnen als Substitutionslinien bezeichnete Wintertriticale (LUKASZEWSKI und APOLINARSKA 1981) bis auf eine Linie nur modifizierte Roggenchromosomen besaßen. Die Resultate dieser Arbeit zeigten, daß eine Analyse der Roggenchromosomen im Triticale, die nur auf der Giemsa-Technik beruht, zu Irrtümern führen kann. Daraus folgt, daß das Fehlen eines Roggenchromosoms mit typischem Bandenmuster nicht immer als Beweis für eine D/R-Substitution gewertet werden kann.

Für die Chromosomen 2R, 3R und 6R besteht allerdings inzwischen die Möglichkeit, durch zusätzliches N-Banding eine eindeutigere Identifizierung vorzunehmen (SCHLEGEL und GILL 1984).

In dieser Arbeit wurden so oft wie möglich durch zusätzliche Untersuchung der Meiose die Ergebnisse der Auswertung der Giemsa-Bandenmuster bestätigt.

4.4 Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen

4.4.1 Reduktion von Heterochromatin

Für die Induktion von Chromosomen-Umbauten innerhalb von Triticale sind verschiedene Methoden geeignet. So können z. B. nach Kreuzungen zwischen Triticale und Weizen in den Nachkommenschaften Chromosomen-Umbauten in hoher Frequenz auftreten (LUKASZEWSKI et al. 1982b und LUKASZEWSKI und GUSTAFSON 1983).

LAPITAN et al. (1984) empfahlen die Regeneration von Triticalepflanzen aus Embryogewebekulturen, um spontane Chromosomen-Umbauten zu induzieren, als sehr effektive Methode.

Geht es darum, das Heterochromatin der Roggentelomeren zu reduzieren, kann man heterochromatinarme Arten der Gattung *Secale* einkreuzen (SCHLEGEL 1980). Bei dieser Methode besteht aber das Problem, daß die Wildroggen nur ein niedrigeres Ertragspotential und auch andere, für Kulturpflanzen unerwünschte Eigenschaften einbringen können. Dies zeigt sich zum Beispiel bei Triticale mit der Genomzusammensetzung DDRR. Pflanzen mit dem Roggengenom von *Secale silvestre* - $DDR_{silv} R_{silv}$ - waren hochgradig steril und zeigten keinerlei anbauwürdige Eigenschaften. Dagegen hatten Pflanzen mit dem Genom von *S. cereale* - $DDR_{cer} R_{cer}$ - gute Fertilität und auch insgesamt eine wesentlich bessere Anbauwürdigkeit (KROLOW, mündliche Mitteilung).

Weiterhin besteht die Möglichkeit, innerhalb des Kulturroggens nach heterochromatinarmer Linien zu suchen und diese in der Triticale-Herstellung zu verwenden (BENNETT 1980, 1981).

Spontane Neuverteilung und Deletion von telomerischem Heterochromatin können nach Kreuzung von Roggensorten und anschließender Embryogewebekultur auftreten (GUSTAFSON et al. 1983).

THOMAS und KALTSIKES (1974) schlugen vor, den Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen im Triticale durch Behandlung mit Mutagenen zu reduzieren.

Nach Hinweisen einiger Autoren scheint gerade das Heterochromatin gut auf mutagene Behandlung anzusprechen. Nach NAGL (1980) hat Heterochromatin erhöhte Strahlenempfindlichkeit und eine hohe Rate an Chromosomen- und Chromatinaberrationen sowie eine Neigung zur Fehlreparatur von Brüchen. Nach RIEGER et al. (1977) stellen heterochromatische Regionen "hot spots" für Chromosomenmutationen dar, insbesondere nach Anwendung chemischer Mutagene.

Das Ziel dieser Arbeit war es, diese Strahlenempfindlichkeit zu nutzen, um

1. einen im Heterochromatingehalt reduzierten Alloroggen herzustellen,
2. Chromosomenumbauten zwischen Weizen- und Roggenchromosomen zu erreichen.

Insofern bot es sich an, F_1 -Pflanzen, die 14 Roggen- und 7 Weizenchromosomen besaßen, zu bestrahlen, da hiermit eine Möglichkeit besteht, beide Ziele zu realisieren.

Mit Hilfe der Bestrahlung ist es dann auch gelungen, das telomerische Heterochromatin zu reduzieren, denn bei der Untersuchung der F_2 -Pflanzen, die von bestrahlten F_1 -Pflanzen abstammten, zeigte sich, daß 47 % ein verändertes Bandenmuster besaßen, wobei es sich überwiegend um Bandenverluste handelte.

Dagegen trat eine W-R-Translokation nur bei 3 Pflanzen auf. Zwei dieser Pflanzen waren steril. Dieser Befund, daß nur wenige W-R-Translokationen gefunden werden konnten, entsprach nicht der Erwartung. Da bei den nicht bestrahlten F_1 -Pflanzen in der Meiose Tri- und Quadrivalente spontan auftraten und auch JAISER-GERLACH (1979) an vergleichbarem F_1 -Material Trivalente fand, wurde daraus der Schluß gezogen, daß in diesem Material ein spontaner Einbau von Weizenelementen in das Roggen genom möglich ist. Daher wurde erwartet, daß nach Röntgenbestrahlung in noch größerem Maße W-R-Translokationen stattfinden, als das spontan der Fall ist.

Andererseits wurde bei den bestrahlten F_1 -Pflanzen in der Metaphase I der Meiose eine deutliche Erhöhung der Multivalentfrequenz gegenüber den unbestrahlten Pflanzen gefunden. Auch in der F_2 wiesen die Nachkommen bestrahlter Pflanzen mehr Multivalente auf als die Kontrolllinien.

Dies kann als Beleg gewertet werden, daß durchaus in größerem Umfang Translokationen aufgetreten sind, die in der Hauptsache aber nur kleinere Chromosomenbereiche betrafen, so daß sie mit Hilfe der Giemsa-Methode nicht nachgewiesen werden konnten.

An Hand der Giemsa-gefärbten Präparate der Metaphase I von F_2 -Pflanzen konnte gezeigt werden, daß die Multivalentbildung hauptsächlich innerhalb des Roggengenoms stattfand und Weizen-Roggen-Chromosomen-Paarungen die Ausnahme bildeten.

Die Untersuchung der Meiose der Kontrolllinie, die von 4x/3 Trc K69/7 abstammte, zeigte einen deutlichen Anstieg der Multivalentfrequenz im Verlauf der Generationen von F_1 über F_2 bis F_3 , obwohl in der F_2 und F_3 nur euploide Pflanzen mit $2n = 14$ Chromosomen untersucht wurden.

Diese Ergebnisse werden als Beleg dafür gewertet, daß in diesem Material Translokationen vor allem innerhalb des Roggengenoms auftraten und der gewünschte Einbau von Weizenelementen in den Roggen nur sehr selten stattgefunden hat.

Während das Ziel, in größerem Maße W-R-Translokationen zu induzieren, nicht erreicht wurde, war der Erfolg in bezug auf die Auslösung von Bandenveränderungen recht groß. Der Polymorphismus der Giemsa-Bandenmuster ist erheblich erweitert worden.

Im Iriticale-Material der Arbeitsgruppe Krolow sind spontan auftretende Veränderungen der Bandenmuster der Roggenchromosomen selten. OTT (mündliche Mitteilung) fand an einer Linie eines alloplasmatischen 4x-Roggen, die von Trc 4x/3 abstammt, Bandenheterozygotizität am langen Arm von

Chromosom 1R. HOHMANN (mündliche Mitteilung) fand in einer Linie des primären Triticale (Turg 40x 2n JB) am kurzen Arm von Chromosom 3R schwache Banden. Der gleiche Bandenverlust wurde bei der Bestäuberlinie FR16 gefunden.

In der vorliegenden Arbeit zeigte sich, daß die Chromosomen 1R und 3R mit Abstand am häufigsten von Bandenveränderungen betroffen waren, wobei aber schon eine gewisse Variabilität der Bandenmuster gerade bei diesen Chromosomen im Material der AG Krolow vorhanden war.

Nach Ansicht von GUSTAFSON und BENNETT (1982) und GUSTAFSON et al. (1984) sind Bandenverluste an den kurzen Armen der Chromosomen 4R und 6R entscheidend für die Verbesserung der Kornqualität von Triticale. Leider konnten bei diesen Chromosomen nur sehr wenige Bandenverluste festgestellt werden.

Vergleicht man den Polymorphismus der Bandenmuster, die spontan im Roggen und auch im Triticale auftreten, mit dem der hier untersuchten Linien, kann man feststellen, daß die Variabilität durch die mutagene Behandlung erheblich erweitert wurde.

BENNETT et al. (1977) zeigten, daß innerhalb der Gattung Secale der Kulturroggen den höchsten Heterochromatingehalt hat. Die Variation der C-Banden innerhalb und zwischen Populationen des Kulturroggens wurde von mehreren Autoren untersucht.

VOSA (1974) stellte bei 5 Kultursorten wenig Variation fest, DARVEY und GUSTAFSON (1975) dagegen fanden Variationen im Bandenmuster verschiedener Roggensorten. WEIMARCK (1975) untersuchte die Sorte 'Stålråg' und 2 Inzuchtlinien. Dabei wurde ein Polymorphismus der Bandenmuster gefunden, der im freiabgebühten Material stärker als im Inzuchtroggen war.

NARANJO und LACADENA (1980) fanden für Chromosom 1R variable Bandenmuster. Bei der Untersuchung von 6 verschiedenen Inzuchtlinien des Kulturroggens fanden LELLEY et al. (1978) große Unterschiede in der Anwesenheit und Größe von Heterochromatinbanden. In dieser Untersuchung war Chromosom 6R das variabelste, 3R oder 7R waren am wenigsten variabel. PILCH (1978) fand bei der Untersuchung trisomerer Roggeninzuchtlinien keine Variation der Bandenmuster.

GIRALDEZ et al. (1979) untersuchten 6 Inzuchtlinien und offen abblühende Sorten. Innerhalb der Inzuchtlinien wurde keine Variation der Bandenmuster gefunden, jedoch zwischen den Linien. Bei den freiabgeblühten Sorten variierte das Bandenmuster zwischen den Pflanzen und sogar zwischen den homologen Chromosomen einer Pflanze. Die Inzuchtlinien hatten weniger Heterochromatin als freiabblühende Sorten.

In der vorliegenden Arbeit wurden alloplasmatische Roggen untersucht, dabei wurde wie bei SINGH und RÜBBELEN (1975) kein Einfluß des Weizenplasmas auf das Bandenmuster der Roggenchromosomen festgestellt.

Möglich wäre ein geringerer Heterochromatingehalt der alloplasmatischen Roggenpflanzen ähnlich wie bei den Inzuchtlinien der oben erwähnten Autoren. Tatsächlich wurde auch bei einer Reihe von Pflanzen ein sehr schwaches Bandenmuster gefunden, was wohl aber ein Effekt der Schwierigkeiten der Methode war und kein Beweis für einen generell niedrigen Heterochromatingehalt bei Alloroggen gegenüber euplasmatischem Roggen.

4.4.2 Variation des Heterochromatingehalts der R-Chromosomen in Triticale

Der Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen variiert im genetischen Hintergrund der verschiedenen Triticalelinien in unterschiedlichem Maße. DARVEY und GUSTAFSON (1975) stellten fest, daß dies sehr stark von der jeweiligen Herkunft abhängig ist.

APPELS et al. (1982) haben 24 Triticalelinien mit der Methode der in-situ-Hybridisation untersucht und festgestellt, daß der Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen relativ konstant war, wenn sie eine heterogene DNA-Sequenz als Probe benutzten. Dagegen trat Variation auf, als sie eine spezifische DNA-Sequenz als Probe verwendeten.

TARKOWSKI und STEFANOWSKA (1972) berichteten darüber, daß die Morphologie der Roggenchromosomen in Triticale durch den Einfluß der Weizenchromosomen verändert wird.

BADAEV et al. (1982) stellten sogar einen gewissen Einfluß des Triticale-Hintergrundes auf die Bandenmorphologie der Roggenchromosomen fest. Nach ihren Untersuchungen waren die Heterochromatinregionen in primären 6x- und 8x-Triticale tendenziell kleiner als im Roggen. Dies betraf aber nicht das centromernae Heterochromatin.

Winter- und Sommertriticale verhalten sich unterschiedlich in bezug auf den Heterochromatingehalt der Roggenchromosomen und in bezug auf die Anzahl der vorhandenen Roggenchromosomen. Roggenchromosomen mit reduziertem Heterochromatingehalt sind bei Sommertriticale normal (PILCH 1981b), während sie bei Wintertriticale selten sind (LUKASZEWSKI und APOLINARSKA 1981; SEAL und BENNETT 1981).

Wintertriticale besitzt in der Regel 7 Roggenchromosomen, aber es gibt auch Linien, die D/R-Substitutionen tragen. ZERNEKE (1983) fand bei der Untersuchung der Triticalesorte 'Bokolo' nur geringe Variation der Heterochromatinbanden. ZIAUDDIN und KASHA (1982) fanden in 8 fortgeschrittenen 6x-Wintertriticalelinien das volle Roggen genom.

APPELS et al. (1982) stellten fest, daß 'Rosner' eine 2D/2R Substitution trägt. GUSTAFSON et al. (1983) fanden bei Triticale 'Rosner / DRIRA' spontanen Verlust der Banden an den langen Armen der Chromosomen 1R und 2R.

SEAL und BENNETT (1981) hatten 8 verschiedene Wintertriticale untersucht und in 7 davon alle 7 Roggenchromosomenpaare gefunden, wobei aber einige modifiziert waren. Diese Modifikationen betrafen die Chromosomenarme 1RS, 2RS, 3RS und 6RS. Es trat eine ähnliche Variation der Bandenmuster auf wie bei der Untersuchung von DARVEY und GUSTAFSON (1975).

Bei Sommertriticale liegen die Verhältnisse anders. Hier scheint es im Gegensatz zu Wintertriticale einen Selektionsdruck gegen den vollständigen Bestand des Roggengenoms zu geben. GUSTAFSON und BENNETT (1976) fanden, daß verbesserte Sommertriticalelinien ein oder mehr Roggenchromosomen durch D-Genom-Chromosomen substituiert hatten. Sie postulierten daher, daß die natürliche Selektion Genotypen bevorzugt, bei denen die Differenz im DNA-Gehalt und in der Chromosomenstruktur zwischen Weizen- und Roggengenom reduziert wurde. Dies könnte entweder durch Substitution der längsten Roggenchromosomen durch ihre kürzeren Weizenhomologen oder durch Deletion von telomerischem Heterochromatin geschehen.

Durch Untersuchungen von MERKER (1975) wurde klar, daß die meisten verbesserten Triticale des CIMMYT weniger als 14 Roggenchromosomen besaßen und Weizen-Roggen-Substitutionslinien waren. Es wurden 48 Sommertriticale untersucht, nur 4 davon (8 %) hatten das komplette Roggengenom. Auch GUSTAFSON und ZILLINSKY (1973) fanden im 'Armadillo'-Material des CIMMYT Weizen-Roggen-Substitutionen. MERKER (1975) interpretierte dies als Resultat einer indirekten Selektion auf cytologische Stabilität.

ZIAUDDIN und KASHA (1982) stellten fest, daß Chromosom 2R bei 'Cinnamon' substituiert ist und bei den Chromosomen 4R und 6R das Heterochromatin an den kurzen Armen fehlt.

Diese bisher zitierten Arbeiten werden allerdings durch eine neuere Arbeit von GUSTAFSON et al. (1984) in Frage gestellt. Durch verbesserte C-Bandentechnik lassen sich modifizierte Roggenchromosomen von Weizenchromosomen besser unterscheiden und es kam heraus, daß in Sommertriticale keine Linie mit mehr als der 2D-2R-Substitution existiert, während ein Großteil der Chromosomen 4R kein terminales Heterochromatin trägt.

4.5 Einfluß des Heterochromatins der Roggentelomeren auf die Kornentwicklung bei Triticale

Die Frage, ob es überhaupt sinnvoll ist, das telomerische Heterochromatin von Roggenchromosomen im Triticale zu entfernen, wird in der Literatur kontrovers diskutiert.

Während GUSTAFSON et al. (1984) und KALTSIKES und GUSTAFSON (1984) inzwischen die Ansicht vertreten, daß es nicht sinnvoll ist, das gesamte Heterochromatin zu entfernen, sondern daß es besonders wichtig ist, das Heterochromatin der Chromosomen 4R und 6R zu reduzieren, da dieses nach ihren Ergebnissen den stärksten Effekt auf die Kornschumpfung im Triticale hat, streiten andere Autoren den Sinn dieser Maßnahme völlig ab.

VARGHESE und LELLEY (1983) meinen, daß das Heterochromatin der Roggentelomeren nicht verantwortlich sei für die Schumpfkornbildung bei Triticale. Sie fanden bei 4 verschiedenen Genotypen mit unterschiedlicher Kornschumpfung keine Unterschiede im Giemsa-Bandenmuster. Es seien nicht karyotypische Kriterien, sondern solche Faktoren wie Zellteilungsrate, Zellanzahl und Störungen während der Endospermentwicklung, die als Ausdruck eines unbalancierten Genotyps zur Ausbildung von Schumpfkörnern führten. Sie sehen in der Suche nach heterochromatinarmen Formen die Gefahr, daß die genetische Basis eingeengt werden könnte.

Auch bei KALTSIKES et al. (1984) wird darauf hingewiesen, daß bei der Ursache für Schumpfkörner zusätzlich zum Heterochromatin ein genetisches System eine Rolle spielt, daß vielleicht polygen und nicht leicht zu manipulieren ist. Ebenso verweist MÜNTZING (1979) auf ein genetisches System hin, das die Kornschumpfung beeinflusst.

THOMAS et al. (1980) stellten fest, daß die Linie GA250 und die Sorte 'Beagle' bessere Samen produzierten, obwohl sie mehr Heterochromatin als vergleichbare Sorten enthielten.

PILCH (1981a) fand bei der Untersuchung von breit- und engadaptierten 6x-Sommertriticalelinien, daß 85 % der weitadaptierten Linien das komplette Roggengenom enthielten. Dagegen besaßen 96 % der engadaptierten Linien R/D-Genom-Substitutionen. Aus derselben Studie geht hervor, daß die am weitesten adaptierten Linien weniger modifizierte Roggenchromosomen akkumuliert hatten, als die engadaptierten Linien. PILCH (1981a) zog daraus den Schluß, daß eine weite Adaptation von 6x-Triticale einhergehe mit der Anwesenheit des vollen Potentials des Roggengenoms und daß das völlig unabhängig sei vom Gehalt an telomerischem Heterochromatin der Roggenchromosomen.

ZILLINSKY (1980) fand ebenfalls, daß das vollständige Roggengenom in denjenigen Linien aus dem CIMMYT-Programm enthalten war, die eine breitere Spannweite der Adaptation an verschiedene Umwelten hatten als die Linien mit dem unvollständigen Roggengenom.

Auch ZIAUDDIN und KASHA (1982) stellten bei der Untersuchung von 8 Wintertriticalelinien keinen Zusammenhang zwischen Kornschumpfung und Heterochromatingehalt der Chromosomen fest.

DILLE et al. (1984) berichteten, daß durch die Entfernung des telomerischen Heterochromatins von den kurzen Armen der Chromosomen 4R und 6R keine Verbesserung der cytologischen Stabilität (Aneuploidenfrequenz) erreicht wurde.

MAY und APPELS (1980) stellten mit der in-situ-Hybridisationstechnik an Roggenchromosomen im Weizenhintergrund fest, daß der Verlust von Heterochromatin durch Verlust von Chromosomenarmen erfolgt. Ihrer Meinung nach trägt die Addition von Weizenchromatin mehr als der Verlust von Roggenheterochromatin zur Verbesserung der modifizierten Roggenchromosomen bei.

Diese sich zum Teil widersprechenden Ergebnisse zeigen, daß es noch weiterer Klärung bedarf, um letztendlich entscheiden zu können, welche

Ursachen ausschlaggebend für die Schrumpfkornentwicklung bei Triticale sind. Immerhin gibt es zumindest Belege dafür, daß die Reduktion des Heterochromatins von den Chromosomen 4R und 6R eine verbesserte Kornentwicklung zur Folge hat. Inwieweit mit dem hier entwickelten Alloroggen ein verbesserter Triticale hergestellt werden kann, kann nur durch praktische Versuche geklärt werden.

Auch der Effekt des telomerischen Heterochromatins auf die meiotische Paarung der Roggenchromosomen wird unterschiedlich bewertet.

Eine ganze Reihe von Autoren hat festgestellt, daß Univalente in 6x- und 8x-Triticale aus dem Roggengenom stammen, und macht das telomerische Heterochromatin dafür verantwortlich: MERKER (1976), SCHLEGEL (1978), NARANJO et al. (1979), POHLER et al. (1979, 1980), THOMAS und KALTSIKES (1976), KALTSIKES et al. (1980), NARANJO und LACADENA (1982).

NARANJO und LACADENA (1980) stellten fest, daß die negativen Effekte des Heterochromatins auf die Chromosomenpaarung nur in Anwesenheit von Weizenchromosomen eintraten.

Bei Roggeninzuchtlinien und Weizen-Roggen-Additionslinien (DRÖGEMÜLLER und LELLEY 1984) und bei triploidem Roggen (BENAVENTE und ORELLANA 1984) beeinflußt das Heterochromatin die Chromosomenpaarung nicht. Dagegen wurde bei der Roggensorte 'Danae' über eine Beeinflussung der Chiasmafrequenz von SCHLEGEL und FRIEDRICH (1975) berichtet.

Mehrere Autoren stellten eine verbesserte Paarung der Roggenchromosomen im Triticale fest, wenn der Heterochromatingehalt reduziert war (ROUPAKIAS und KALTSIKES 1977, KALTSIKES und GUSTAFSON 1980).

THOMAS und KALTSIKES (1976) fanden bei der Untersuchung von 6x-Triticale, daß die Roggenchromosomen oft als Univalente vorlagen, wobei diejenigen Roggenchromosomen mit telomerischem Heterochromatin viel geringere Paarungsraten hatten als die ohne Heterochromatinblöcke. Daraus zogen sie den Schluß, daß in Anwesenheit von Heterochromatin an bestimmten

Telomeren der Roggenchromosomen die Bildung von terminalen Chiasmata blockiert wird und dies in Desynapsis und Univalenten in der Metaphase I resultiert.

MERKER (1976) fand bei der Untersuchung von 6x-Triticale bei den Roggenchromosomen mit reduziertem Heterochromatingehalt eine verbesserte Paarung. Dieses Ergebnis schloß seiner Meinung nach aber nicht aus, daß auch andere Faktoren als das spätreplizierende Heterochromatin für den Paarungsausfall verantwortlich sind. Obwohl der Paarungsausfall bei Triticale eher desynaptisch als asynaptisch verläuft, könnte Heterochromatin doch beide Effekte (desynaptische wie asynaptische) bewirken. Da es auch Univalente ohne erkennbare Giemsa-Banden gab, kann das Heterochromatin nicht der einzige Faktor für Univalente im Triticale sein. Die genetischen Interpretationen (MERKER 1973, KALTSIKES 1974, LELLEY 1975) könnten durch die Ergebnisse der Giemsa-banding-Methode nicht ausgeschlossen werden.

Für das hier entwickelte Material kann noch keine Aussage über das meiotische Verhalten in Triticale gemacht werden, da es noch nicht zur Triticaleherstellung eingesetzt wurde. Nach den bisherigen Ergebnissen muß das Paarungsverhalten der Roggen-Ausgangslinien für die Triticaleherstellung berücksichtigt werden (siehe Kapitel 4.6).

4.6 Meiose

In der F_1 (Kontrolle) war die Chiasmafrequenz mit 12,63 bzw. 10,34 wie bei JAISER-GERLACHs (1979) Material mit 11,36 geringer als bei Vergleichsroggen, obwohl 7 Roggenchromosomenpaare vorhanden waren (Wert von Jaiser-Gerlach für 'Pekuro': 13,04 mit einer Streubreite von 11,9 - 13,47).

Die Durchschnittswerte der Univalente waren größer als 7, was ebenfalls bei Jaiser-Gerlachs Material der Fall war. Es haben also zusätzlich zu den 7 Weizenchromosomen auch Roggenchromosomen Univalente gebildet. Die Abstammung der 4x/3 Trc Mutterlinien hatte großen Einfluß auf das Paarungsverhalten der Roggenchromosomen, der sich auch in den späteren Generationen F_2 und F_3 deutlich zeigte.

Schon JAISER-GERLACH (1979) stellte fest, daß die Chiasmafrequenz offensichtlich mehr von der Triticale-Elternlinie als von der Generation abhängig war.

Auch in der F_2 und noch deutlicher in der F_3 zeigte sich bei den Pflanzen der Kontrolllinien mit $2n = 14$ Chromosomen, daß die Pflanzen, die von der 4x/3 Trc Linie E72 abstammten, eine geringere Chiasmafrequenz und höhere Univalentfrequenz hatten als die Pflanzen, die von der 4x/3 Trc Linie K69/7 abstammten.

Bei Jaiser-Gerlach zeigte die Kontrolllinie, die von 4x/3 Trc abstammte, in der F_3 eine erheblich geringere Paarungsfrequenz als in F_1 und F_2 . Dagegen hatten die anderen Linien, die sie untersucht hatte, in der F_5 eine relativ normale Paarung, d. h. nur wenig Paarungsausfall.

Dieses Paarungsverhalten der Chromosomen kann durch Inzuchteffekte oder Plasmaeffekte nicht befriedigend erklärt werden. Wahrscheinlich handelt es sich um genetische Effekte, die unbewußt selektiert wurden.

REES und THOMPSON (1956), LAWRENCE (1958) und AHLOWALIA (1963) arbeiteten mit Roggen-Inzuchtlinien und lieferten wichtige Argumente dafür, daß die Chromosomenpaarung genetisch kontrolliert wird.

LAMM (1936/37) und REES (1955) stellten fest, daß Inzucht bei Roggen zu Paarungsausfall führt. Dies kann aber nicht das meiotische Verhalten der Linien erklären, da bei der einen die Chiasmafrequenz im Laufe der Generationen anstieg, bei der anderen abnahm. Es sei denn, daß unbewußt eine Selektion einmal in die eine, das andere Mal in die andere Richtung erfolgte.

Wegen des entgegengesetzten Verhaltens dieser beiden Linien ist es auch nicht wahrscheinlich, daß das Fremdplasma einen entscheidenden Einfluß ausgeübt hat.

Es könnten Translokationen innerhalb des Roggengenoms vorgekommen sein, die Paarungsausfall bewirken. Da keine Kreuzungen zwischen den Linien durchgeführt wurden, ist dies aber nur eine Hypothese.

SZIGAT und KISTNER (1976) stellten bei alloplasmatischem Roggen einen relativ normalen Verlauf der Meiose fest. LACADENA und PEREZ (1973) fanden bei diploidem und tetraploidem Roggen mit dem Plasma von *Triticum turgidum* normales Verhalten in der Meiose. PEREZ DE LA VEGA (1982) untersuchte die Wirkung des Cytoplasmas von *Triticum turgidum* auf die Meiose des Roggens. Im Vergleich zu euplasmatischem Roggen war die Paarung leicht vermindert, was auf einen desynaptischen Effekt zurückgeführt wurde. Die Alloplasmatischen Linien bildeten mehr Stabbivalente als die euplasmatischen Linien. Die in vorliegender Arbeit untersuchten Pflanzen besaßen ebenfalls das Plasma von *Triticum turgidum*.

KROLOW (1974) zog Disharmonien zwischen dem Weizenplasmon und dem Roggengenom als mögliche Ursache für die meiotische Instabilität von Triticale und davon abgeleiteten Bastardformen in Erwägung. SANCHEZ-MONGE und SOLER (1973) und JOUVE et al. (1977) berichteten über einen meiosestabilisierenden Effekt des Roggencytoplasmas auf die meiotische Störungsrate von Triticale. Dies konnte von POHLER et al. (1980) nicht

bestätigt werden, die feststellten, daß die Einführung des Roggencytoplasmas in Triticale keinen allgemeinen meiosestabilisierenden und fertilitätsfördernden Effekt hatte, was aber nicht bedeutet, daß es keine meiotisch stabilen, hochfertilen roggenplasmatischen Triticale-Formen geben könnte. In dieser Studie zeigte sich, daß der Plasmaeinfluß in Abhängigkeit vom genotypischen Hintergrund unterschiedlich ausfallen kann. Auch nach der Einführung des Roggencytoplasmas in einen Triticale beteiligte sich das Roggengenom weit häufiger an metaphasischem Paarungsausfall als es seinem zahlenmäßigen Anteil an den Triticale-chromosomen entsprach. Dieses Ergebnis zeigte, daß in Unverträglichkeitsreaktionen zwischen dem Cytoplasma und den Chromosomen des anderen Elter nicht die entscheidende Ursache für den partiellen Paarungsausfall in der Meiose amphidiploider Bastarde zwischen Weizen und Roggen zu sehen ist.

Auch JOUVE et al. (1980) fanden bei einer späteren Untersuchung von Triticalelinien mit verschiedenen plasmatischen Hintergründen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung von Univalenten pro Pollenmutterzelle beim Vergleich der Linien mit Weizen- und Roggenplasma.

Bei den hier untersuchten alloplasmatischen Roggenlinien kann man einen Einfluß des Weizenplasmas auf den Paarungsausfall nicht ausschließen, aber angesichts des unterschiedlichen Verhaltens der beiden Linien ist ein genetischer Einfluß wahrscheinlich ausschlaggebend.

Auch für die Paarung von Roggenchromosomen im genetischen Hintergrund von Triticale wird ein solcher genetischer Einfluß in Betracht gezogen (MERKER 1973). LELLEY (1974) war der Ansicht, daß einer der möglichen Gründe für Paarungsausfall bei Triticale in einem genetisch kontrollierten Abfall der Chiasmaformation liege, der zu Desynapsis führt. Diesen Effekt führte er darauf zurück, daß das Roggengenom im Triticale zu Inzucht gezwungen würde. In einer weiteren Arbeit (LELLEY 1975) erklärte er, daß das meiotische Verhalten der einzelnen Triticale-Pflanzen abhängig sei von der jeweiligen Genkombination im Roggengenom, die von Pflanze zu Pflanze verschieden sein kann.

Sollten fortgeschrittene Alloroggenlinien aus dem hier entwickelten Material für die Herstellung eines Triticale verwendet werden, ist es unbedingt erforderlich, Linien mit hoher Paarungsfrequenz zu selektieren, damit nicht durch einen Roggen mit Paarungsausfall ein cytologisch instabiler Triticale hergestellt wird.

4.6.1 Paarung zwischen Weizen- und Roggenchromosomen

Obwohl homoeologe Paarungen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen grundsätzlich möglich sind (BIELING und DRISCOLL 1970), treten sie in der Praxis nur selten auf. METTIN et al. (1976) haben an 28chromosomigen Bastarden von 'Chinese-spring'-Weizen mit Roggen erstmals in Anwesenheit von Chromosom 5B eine chiasmatische Paarung von Weizen- und Roggenchromosomen mit einer Häufigkeit von 1,3 % aller gepaarten Chromosomen nachgewiesen. Diese W-R-Paarungen traten als Stabbivalente auf. In dieser Untersuchung wurde die allgemeine Tendenz festgestellt, daß mit steigender Bi- und Multivalentfrequenz zugleich die Anzahl von Weizen-Roggen-Paarungen zunimmt.

POHLER und KISTNER (1977) hatten in ihrem Material sogar unter den Bivalenten einen Anteil von 7,6 % Weizen-Roggen-Paarungen.

SCHLEGEL et al. (1980) fanden in der F_1 von Triticale-X-Weizen-Bastarden nur in 0,4 % der Pollenmutterzellen Paarungen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen. Trivalente traten dabei sehr selten auf.

NARANJO et al. (1979) fanden W-R-Paarungen vor allem in Trivalenten. NARANJO (1982) berichtete, daß die Weizen-Roggen-Paarung sehr selten ist, aber bevorzugt in der Homoeologengruppe 1 auftritt. Weizen-Roggen-Paarungen traten als Stabbivalente oder Trivalente mit 2 Roggen- und 1 Weizenchromosom auf.

In der vorliegenden Untersuchung traten neben Trivalenten mit 2 Roggen- und 1 Weizenchromosom auch Ringbivalente (Abb. 44, S. 114) auf. Bei Pflanze 237 I/25b-6 (Abb. 45, S. 114) wurde sogar ein ringförmiges Trivalent gefunden.

Einige Autoren sind der Auffassung, daß es Gene im Roggen gibt, die einen Promotoreffekt auf homoologe Paarungen der Weizenchromosomen haben (RILEY et al. 1974). NARANJO et al. (1979) und NARANJO (1982) sind der Ansicht, daß die Promotoraktivität der Roggenchromosomen auch Weizen-Roggen-Paarungen induziert, wobei ihrer Ansicht nach ein Dosiseffekt der Roggengenome auf die W-R-Paarungen vorzuliegen scheint, d. h. je mehr Roggengenome vorhanden sind, umso häufiger werden W-R-Paarungen auftreten.

Nach BERNARD und SAIGNE (1984) scheint dieser Dosis-Effekt des Roggengenoms so effektiv zu sein, daß er den 5B-Effekt, der Homoeologenpaarung unterdrückt, aufheben kann.

In der vorliegenden Arbeit wurde durch die Auswertung der Meiose von aneuploiden F_2 -Pflanzen, die zum Roggengenom zusätzliche Weizenchromosomen besaßen, an Giemsa-gefärbten Präparaten festgestellt, daß eine Paarung zwischen Weizen- und Roggenchromosomen sehr selten war und Multivalentbildung bevorzugt innerhalb des Roggengenoms stattfand. Eine Paarung zwischen Weizen- und Roggenchromosomen konnte nur bei 3 Pflanzen in einigen Pollenmutterzellen gefunden werden. Nur bei Pflanze 224 I/16-4 fand die Paarung zwischen Weizen- und Roggenchromosomen in vielen Pollenmutterzellen statt. Bei den Pflanzen 237 I/18-6 und 237 I/25b-6 lagen in den meisten PMZ die Weizenchromosomen als Univalente vor.

Insofern ist festzustellen, daß ein Promotoreffekt des Roggengenoms auf die Paarungsfrequenz zwischen Weizen- und Roggenchromosomen im untersuchten Material allenfalls sehr schwach vorhanden war.

Homoeologiebeziehungen zwischen den beteiligten Chromosomen können nicht diskutiert werden, daß die Weizenchromosomen nicht identifiziert wurden und die Zahl der Pollenmutterzellen mit solchen Weizen-Roggen-Paarungen auch zu gering war.

4.6.2 Spontane Multivalentbildung innerhalb des Roggengenoms

Es traten nur wenig Paarungen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen auf, stattdessen wurden überraschend in F_3 -Linien der Kontrolle (Abst. 4x/3 Trc K69/7) spontane Translokationen innerhalb des Roggengenoms durch Auftreten von Quadrivalenten festgestellt.

Translokationen haben in der Evolution der Gattung *Secale* eine wichtige Rolle gespielt (NÜRNBERG-KRÜGER 1961), KUSH und STEBBINS 1961, KRANZ 1963).

KRANZ (1973) bezeichnete Chromosomenmutationen (Translokationen und Deletionen) als ein Charakteristikum der Gattung *Secale* gegenüber allen anderen Getreidearten.

NÜRNBERG-KRÜGER (1967) fand sogar in dem Wildroggen *S. kuprijanovii*, daß kleine und größere, sogar reziproke Translokationen von einer Generation zur nächsten neu entstanden.

Die Tatsache, daß der hier hergestellte Alloroggen zwei Roggengenome verschiedener Herkunft (7 Chromosomen von der Trc-Mutterlinie und 7 Chromosomen vom Bestäuberroggen) besitzt, kann eine Erklärung für diese spontanen Translokationen sein.

Auch für die Linie 222 können allein aus der reduzierten Chiasmafrequenz (starker Paarungsausfall) spontan entstandene Translokationen nicht ausgeschlossen werden. Es gibt in der Literatur Hinweise, daß

trotz vorhandener Translokationen eine Multivalentbildung unterbleiben kann. So fanden HRISHI und MÜNTZING (1960) unter den strukturiheterozygoten Pflanzen des *S. kuprijanovii* eine stärkere Reduktion der Quadrivalentbildung und nahmen an, daß die Erscheinung durch Änderung in der genetisch bedingten Chiasmafrequenz hervorgerufen wurde.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Das Heterochromatin der Telomeren der Roggenchromosomen wird häufig für die Schrumpfkornbildung und die Schartigkeit der Ähren von Triticale verantwortlich gemacht. Daher sollte durch Herstellung eines heterochromatin-armen Roggens geeignetes Ausgangsmaterial für die Triticaleherstellung gewonnen werden.

Da darüber hinaus auch Effekte durch das Plasma eine Rolle spielen könnten, wurde ein Roggen im Weizenplasma (alloplasmatischer Roggen) hergestellt. Es wurde durch Kreuzung zwischen 4x-Triticale ♀ ($2n = 28$, (AB)RR) und 2x-Roggen ♂ ($2n = 14$, RR) eine F_1 ($2n = 21$, (AB)RR) hergestellt, die innerhalb der nächsten 1 - 2 Generationen ihre Chromosomenzahl auf $2n = 14$ (RR) abregulierte, womit ein alloplasmatischer Roggen entstand.

Um das Heterochromatin der Roggenchromosomen durch Deletion zu reduzieren und um Weizen-Roggen-Translokationen zu induzieren, wurde die F_1 mit Röntgenstrahlen behandelt. Die geeigneten Strahlendosen (5 kR und 10 kR) wurden in Vorversuchen ermittelt.

An Hand des Giemsa-Bandenmusters und der Untersuchung der Meiose der F_2 - und F_3 -Pflanzen wurde bei 47 % der F_2 -Pflanzen festgestellt, daß es gelungen war, den Heterochromatingehalt zu verändern.

Aus diesen Ergebnissen konnte durch Rückschließen für 20 F_1 -Pflanzen je 1 - 5 veränderte Chromosomen ermittelt werden. Von den Veränderungen war Chromosom 1R mit 17mal am häufigsten betroffen. Bei Chromosom 7R wurden 4mal Verluste und bei Chromosom 2R je 2 Verluste und 2 Verstärkungen festgestellt. Die Chromosomen 4R, 5R und 6R wurden nur 1 - 2mal von Bandenverlusten betroffen. Für Chromosom 3R konnte größere Variabilität des Bandenmusters schon im Ausgangsmaterial nicht ausgeschlossen werden.

Weizen-Roggen-Translokationen konnten nur 2mal für Chromosom 6R nachgewiesen werden, obwohl sie nach einer Röntgenbestrahlung häufiger erwartet wurden.

Durch reziproke Rückkreuzungen wurde indirekt die chromosomale Zusammensetzung der effektiven Gameten der F_1 untersucht und festgestellt, daß die Abregulierung der Chromosomenzahl hauptsächlich durch den Pollen bewirkt wurde, der zu über 90 % nur 7 Chromosomen übertrug; die Eizellen dagegen waren zu 40 % aneuploid.

Durch Vergleich der Chromosomenzahl der F_2 -Pflanzen in Mitose und Meiose wurde bei 3 Pflanzen festgestellt, daß es im Laufe der Individualentwicklung zum Verlust eines Chromosoms kam, was auch zur Abregulierung beitrug.

Durch Untersuchung der Meiose wurde festgestellt, daß Paarungen zwischen Weizen- und Roggenchromosomen nur sehr selten auftraten und Multivalentbildung vor allem innerhalb des Roggengenoms stattfand. Auch in Kontrolllinien von alloplasmatischem Roggen in der F_3 traten spontan Quadrivalente auf.

In einer alloplasmatischen Roggenlinie trat starker Paarungsausfall auf, der weder auf den Einfluß des Fremdplasmas noch auf Inzuchteffekte zurückgeführt werden konnte.

Aus den Ergebnissen der Untersuchung des Paarungsverhaltens der Roggenchromosomen wurde gefolgert, daß für das meiotische Verhalten der Roggenchromosomen in Triticale das meiotische Verhalten der Roggenausgangslinien von Bedeutung ist und bei der Auswahl von Kreuzungspartnern berücksichtigt werden sollte.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- AHLOWALIA, B. S., 1963: Study of a translocation in diploid rye, *Genetica* 33, 128-144
- APPELS, R, J. P. GUSTAFSON and C. E. MAY, 1982: Structural variation in the heterochromatin of rye chromosomes in triticales. *Theoretical and Applied Genetics* 63 (3), 235-244
- BADAEV, N. S., E. D. BADAEVA, N. G. MAKSIMOV, D. K. VOLKOV and A. V. ZELEDIN, 1982: Changes in rye chromosomes in the karyotype of triticales. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 267 (4), 953-956 (Ru)
- BEEDBROOK, J. R., M. D. JONES, M. O'DELL, R. D. THOMPSON and R. B. FLAVELL, 1980: A molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. *Cell* 19 (2), 545-560
- BIELIG, L. M. and C. J. DRISCOLL, 1970: Substitution of rye chromosome 5RL for chromosome 5B of wheat and its effect on chromosome pairing. *Genetics* 65, 241-247
- BENAVENTE, E. and J. ORELLANA, 1984: Meiotic pairing of specific chromosome arms in triploid rye. *Can. J. Genet. Cytol.* 26, 717-722
- BENNETT, M. D., 1974: Meiotic, gametophytic and early endosperm development in triticales. In: MacIntyre, R. and M. Capbell (Editors): *Triticales*, Ottawa, Canada, 137-148
- 1977: Heterochromatin, aberrant endosperm nuclei and grain shrivelling in wheat-rye genotypes. *Heredity* 39, 411-419
- 1980: Theoretical and applied DNA studies and triticales breeding. *Hodowla Róslin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo* 24 (4), 289-298
- 1981: Nuclear instability and its manipulation in plant breeding. In: *The manipulation of genetic systems in Plant breeding (I)*, Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. 292 (1062), 475-485
- BENNETT, M. D., J. P. GUSTAFSON and J. B. SMITH, 1977: Variation in nuclear DNA in the genus *Secale*. *Chromosoma* 61, 149-176
- BERNARD, M. and B. SAIGNE, 1984: Study of some genetic factors promoting homeologous chromosome pairing in wheat-rye hybrids. 3rd EUCARPIA Cereal Meeting on Triticales, Clermont-Ferrant (in press)

BLATT FÜR SORTENWESEN 1984: Heft 4 und Heft 9

CAUDERON, Y. and M. BERNARD, 1980: Yield improvement from (8x X 6x) crosses and genetic and cytoplasmic diversification in triticales. *Hodowla Róslin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo* 24 (4), 329-338

CIMMYT 1983: Research Highlights

DARVEY, N. L. and J. P. GUSTAFSON, 1975: Identification of rye chromosomes in wheat-rye addition lines and triticales by heterochromatin bands. *Crop Science* 15, 239-243

DILLE, J. E., J. P. GUSTAFSON and M. D. BENNETT, 1984: The effect of telomeric heterochromatin on the frequency of aneuploids in triticales (x Triticosecale). *Can. J. Genet. Cytol.* 26 (1), 46-49

DRÜGEMÜLLER, E. M. and T. LELLEY, 1984: Chiasma distribution in rye chromosomes of diploid rye and in wheat/rye addition lines in relation to c-heterochromatin. *Theoretical and Applied Genetics* 67 (5), 457-461

FLAVELL, R. B., 1981: The analysis of plant genes and chromosomes by using DNA clones in bacteria. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 292, 579-588

GAUL, H., 1957a: Über die Bedeutung der Fixierungszeit bei der zytologischen Untersuchung von Sproßspitzen nach Röntgenbestrahlung. *Naturwissenschaften* 14, Jg. 44, 403

GAUL, H., 1957b: Zur Frage der ontogenetischen Elimination mutierter Zellen nach Röntgenbestrahlung von Samen. *Naturwissenschaften* 14, Jg. 44, 566

GILL, B. S. and G. KIMBER, 1974: The Giemsa-C-banded Karyotype of Rye. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71 (4), 1247-1249

GIRALDEZ, R., M. C. CERMENO and J. ORELLANA, 1979: Comparison of c-banding pattern in the chromosomes of inbred lines and open pollinated varieties of rye. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 83, 40-48

GUPTA, P. K. and P. M. PRIYARDASHAN, 1982: Triticales: Present status and future prospect. *Advances in Genetics*, Vol. 21, 225-345

GUSTAFSON, J. P. and M. D. BENNETT, 1976: Preferential selection for wheat-rye substitutions in 42-chromosome triticales. *Crop Science* 16, 688-693

- GUSTAFSON, J. P. and F. J. ZILLINSKY, 1973: Identification of D-genome chromosomes from hexaploid wheat in an 42 chromosome triticales. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Columbia, Missouri, USA, 225
- GUSTAFSON, J. P., A. J. LUKASZEWSKY and M. D. BENNETT, 1983: Somatic deletion and redistribution of telomeric heterochromatin in the genus *Secale* and in triticales. *Chromosoma (Berl.)* 88, 293-298
- GUSTAFSON, J. P., A. J. LUKASZEWSKY and B. SKOVMAND, 1984a: Heterochromatin content and early endosperm development in 42-chromosome spring triticales. *Can. J. Genet. Cytol.* 26 (1), 85-90
- GUSTAFSON, J. P., A. J. LUKASZEWSKY and K. ROBERTSON, 1984b: Chromosome substitutions and modifications in hexaploid triticales: a re-evaluation. 3rd EUCARPIA Cereal Meeting on Triticales, Clermont-Ferrant (in press)
- HOHMANN, U., 1984: Cytologische, genetische und physiologisch-morphologische Untersuchungen an tetraploiden Triticalelinien, Diplomarbeit, Freie Universität Berlin
- HRISHI, N. Y. and A. MÜNTZING, 1960: Structure heterocycosity in *Secale kuprijanovii*. *Hereditas* 46, 745-752
- JAISER-GERLACH, H., 1979: Zytologische, Fertilitäts- und Morphologieuntersuchungen mit alloplasmatischem Roggen (Roggen mit Weizenplasma. Diplomarbeit, Freie Universität Berlin
- JOUBE, N., C. SOLER and G. SAIZ, 1977: Cytoplasmic influence on the meiosis of 6x-triticales. *Z. Pflanzenzüchtung* 78, 124-134
- JOUBE, N., D. MONTALVO and C. SOLER, 1980: Cytogenetic analysis of 6x-triticales with different cytoplasms. *Hodowla Róslin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo* 24 (4), 323-327
- KALTSIKES, P. J., 1974: Univalency in triticales. In: MacIntyre, R. and M. Campbell (Editors), "Triticales", Ottawa, Canada; International Development Research Centre (1974) Proc. of an int. Symp. El Batan, Mexico 1-3 October 1973
- KALTSIKES, P. J. and J. P. GUSTAFSON, 1980: The improvement stability in triticales (Abstract). *Can. J. Genet. Cytol.* 22 (4), 666
- 1984: The heterochromatin story in triticales. 3rd EUCARPIA Cereal Meeting on Triticales, Clermont-Ferrant
- KALTSIKES, P. J., J. P. GUSTAFSON and A. J. LUKASZEWSKI, 1984: Chromosome engineering in triticales. *Can. J. Genet. Cytol.* 26, 105-110

- KAMANOI, M. and B. C. JENKINS, 1963: Trisomics in common rye, *Secale cereale* L. Wheat Information Service 15/16, 40-42
- KRANZ, A. R., 1963: Beiträge zur cytologischen und genetischen Evolutionforschung an dem Roggen. Z. Pflanzenzüchtung 50, 44-58
- 1973: Wildarten und Primitivformen des Roggens (*Secale* L.), Cytogenetik, Genökologie, Evolution und züchterische Bedeutung. Beihefte zur Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Heft 3
- KROLOW, K.-D., 1969: Cytologische Untersuchungen an Kreuzungen zwischen 8x- und 8x-Triticale. I. Untersuchungen an den Eltern, an der F₁ und der F₂. Z. Pflanzenzüchtung 62, 241-271
- 1974: Chancen und Schwierigkeiten einer Triticale-Züchtung. Ber. Arbeitstag. "Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtleiter", Gumpenstein 26. - 28. 11. 1974, 119-131
- KUSH, G. S. and G. L. STEBBINS, 1961: Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. I. Some new data on the ancestry of *Secale cereale*. American Journal of Botany 48, 723-730
- LACADENA, J. R., 1967: Alloplasmic rye. Cytogenetic considerations about its obtention. Port. Acta Biol. Serie A 10, 129-142
- LACADENA, J. R. and M. PEREZ, 1973: Cytological analysis of the interaction between *Triticum durum* cytoplasm and *Secale cereale* nucleus at the diploid and tetraploid nuclear levels. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., Columbia, Missouri, USA, 335-360
- LAMM, R., 1936/37: Cytological studies on inbred rye. Hereditas 22, 217-240
- LAPINSKI, B., A. LUKASZEWSKI, B. APOLINARSKA and W. SODKIEWICZ, 1980: Selection of tetraploid triticale from hybrids between (*Triticum persicum* x *Triticum dicoccoides*) x *Secale cereale*. In: Tagungsber. Akad. Landwirtsch.-Wiss., Berlin DDR, 171, 51-53
- LAPITAN, N. L. V., R. G. SEARS and B. S. GILL, 1984: Translocations and other karyotypic structural changes in wheat x rye hybrids from tissue culture. Theoretical and Applied Genetics 68, 547-554
- LEIN, A., 1948: Über alloplasmatischen Roggen (Roggen mit Weizenplasma). Züchter 19, 101-108
- LELLEY, T., 1974: Desynapsis as a possible source of univalents in metaphase I of triticale. Z. Pflanzenzüchtung 73 (1/4), 249-258

- LELLEY, T., 1975: Genic control of pairing rye chromosomes in triticales. *Z. Pflanzenzüchtung* 75 (1), 24-29
- LELLEY, T., K. JOSIFEK and J. P. KALTSIKES, 1978: Polymorphism in the Giemsa-C-banding pattern of rye chromosomes. *Can. J. Genet. Cytol.* 20, 307-312
- LUKASZEWSKI, A. and B. APOLINARSKA, 1980: Chromosomeneliminierung bei F_1 -Bastarden von (*Triticum persicum* x *T. dicoccoides*) x *Secale cereale*. In: Tagungsbericht, Akad. Landwirtsch.-Wiss., Berlin DDR, 171, 117-120
- 1981: The chromosome constitution of hexaploid winter triticales. *Can. J. Genet. Cytol.* 23 (2), 281-285
- 1983: Recognition of modified rye chromosomes and a chromosome substitution in winter triticales. *Cer. Res. Comm.* 11, 3-4, 285-286
- LUKASZEWSKI, A. J. and J. P. GUSTAFSON, 1983: Translocations and modifications of chromosomes in triticales x wheat hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* 64, 239-248
- LUKASZEWSKI, A. J., J. WOZNA, B. APOLINARSKA and B. NAGANOWSKA, 1982a: The DNA content of individual chromosomes of rye. *Theoretical and Applied Genetics* 62, 145-148
- LUKASZEWSKI, A. J., J. P. GUSTAFSON and B. APOLINARSKA, 1982b: Transmission of chromosomes through the eggs and pollen of triticales x wheat F_1 hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* 63, 49-55
- MANUAL on MUTATION BREEDING, 1970: Technical reports series no. 119. International Atomic Energy Agency, Vienna 1970
- MAY, C. E. and R. Appels, 1980: Rye chromosome translocations in hexaploid wheat: A re-evaluation of the loss of heterochromatin from rye chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics* 56, 17-23
- METTIN, D., J. BALKANDSCHIEWA und F. MÜLLER, 1972: Untersuchungen an trisomen Formen des Roggens (*Secale cereale* L.). Tag.-Ber. Aka. Landwirtsch.-Wiss. Berlin DDR, 171, 153-161
- METTIN, D., R. SCHLEGEL, W. D. BLÜTHNER und M. WEINRICH, 1976: Giemsa-banding von M I-Chromosomen bei Weizen-Roggen-Bastarden. *Biol. Zentralblatt* 95, 35-41
- MERKER, A., 1973: A Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in triticales. *Hereditas* 75, 280-282
- 1975: Chromosome composition of hexaploid triticales. *Hereditas* 80, 41-52

- MERKER, A., 1976: The cytogenetic effect of heterochromatin in hexaploid triticale. *Hereditas* 83 (2), 215-225
- MÜNTZING, A., 1979: Triticale results and problems. Advances in plant breeding. Suppl. 10, Verlag Paul Parey
- NARANJO, T., 1982: Preferential occurrence of wheat-rye meiotic pairing between chromosomes of homoeologous groups. *Theoretical and Applied Genetics* 63 (3), 219-225
- NARANJO, T. and J. R. LACADENA, 1980: Interaction between wheat chromosomes and rye telomeric heterochromatin on meiotic pairing of chromosome pair 1R of wheat-rye derivatives. *Chromosoma* 81, 249-261
- 1982: C-banding pattern and meiotic pairing in five rye chromosomes of hexaploid triticale. *Theoretical and Applied Genetics* 61, 233-237
- NARANJO, T., J. R. LACADENA and R. GIRALDEZ, 1979: Interaction between wheat and rye genomes on homologous and homoeologous pairing. *Z. Pflanzenzüchtung* 82, 289-305
- NAGL, W., 1980: Chromosomen. Organisation, Funktion und Evolution des Chromatins. 2. Auflage 1980, Pareys Studentexte 23, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
- NILAN, A., 1981: Induced gene and chromosome mutants. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 292, 457-466
- NÜRNBERG-KRÜGER, U., 1961: Cytogenetische Untersuchungen an *Secale silvestre* Host. I. Der Bastard mit *Secale cereale* L. *Der Züchter* 30 (4), 147-150
- 1967: Spontane Chromosomenmutationen in Populationen von *Secale kuprijanovii*. *Biologisches Zentralblatt* 86 (Suppl.), 337-369
- PEREX DE LA VEGA, M. 1982: Meiotic pairing in alloplasmic rye with *Triticum durum* cytoplasm. *Z. Pflanzenzüchtung* 88, 331-334
- PIERITZ, W. J., 1966: Untersuchungen über die Ursachen der Aneuploidie bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden und über die Funktionsfähigkeit ihrer männlichen und weiblichen Gameten. *Z. Pflanzenzüchtung* 56, 27-69
- PILCH, J., 1978: Cytological and morphological characteristics of pairing trisomics of rye (*Secale cereale* L.) Part II. *Genetica Polonica* 19 (2), 137-152
- 1981: Rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin of the widely and narrowly adapted CIMMYT hexaploid triticales. *Z. Pflanzenzüchtung* 87, 58-68

- PILCH, J., 1981a: Analysis of the rye chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin in the widely and narrowly adapted hexaploid triticales. *Theoretical and Applied Genetics* 60 (3), 145-149
- 1981b: Chromosome constitution and the amount of telomeric heterochromatin of the widely and narrowly adapted CIMMYT hexaploid triticales. *Z. Pflanzenzüchtung* 87, 58-68
- POHLER, W. und G. Kistner, 1977: Meioseuntersuchungen an Triticale. III. Chromosomenanordnung und Chromosomenpaarung bei polyhaploiden Weizen-Roggen-Bastarden. *Biol. Zentralblatt* 96, 679-691
- POHLER, W., G. KISTNER, H.-U. KISON und G. SZIGAT, 1978: Meioseuntersuchungen an Triticale. V. Meioseverhalten, Pollenvitalität und Fertilität von Triticale-F₁-Bastarden und deren Eltern. *Biol. Zentralblatt* 97, 453-470
- POHLER, W., G. SZIGAT und H.-U. KISON, 1980: Meioseuntersuchungen an Triticale. VI. Einfluß von Weizen- und Roggencytoplasma auf die meiotische Stabilität, Pollenvitalität und Fertilität amphidiploider Bastarde. *Biol. Zentralblatt* 99, 695-707
- REES, H., 1955: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. *Heredity* 9, 93-116
- REES, H. and J. B. THOMPSON, 1956: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasmafrequenz in homozygoten und heterozygoten. *Heredity* 10, 409-424
- RIEGER, R., A. MICHAELIS, I. SCHUBERT and B. KAINA, 1977: Effects of chromosome repatterning in *Vicia faba* L. II. *Biol. Zentralblatt* 96, 161-182
- RINGIN, B. V., 1976: Genetic effect of the interaction between the nucleus of rye and the cytoplasm of wheat. The production and characteristics of allotype. (In Russisch). *Trudy pro Prikladnoi Botanike, Genetike i Seleksii* 58, 35-39
- RILEY, R., V. CHAPMAN and T. E. MILLER, 1973: The determination of meiotic pairing. *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Columbia, Missouri USA*, 731-738
- ROUPAKIAS, D. G. and P. J. KALTSIKES, 1977: The effect of telomeric heterochromatin on chromosome pairing of hexaploid triticales. *Can. J. Genet. Cytol.* 19, 543-548
- SANBART-MONZ, E. and C. SCHUB, 1973: Wheat and triticales with rye cytoplasm. *Proc. 4th Wheat Genet. Symp. Columbia, Missouri USA*, 387-390

- SASAKI, M., 1959: Pistilloidy in a rye strain with wheat plasms. Jap. J. Genet. 31, 310
- SEAL, A. G. and M. D. BENNETT, 1981: The rye genome in winter hexaploid triticales. Can. J. Genet. Cytol. 23, 647-653
- SCHLEGEL, R., 1980: Amphidiploid hybrids from crosses of hexaploid wheat with several species of rye and the relationship between the amount of heterochromatin and meiotic chromosome pairing. Hodowla Róslin Aklimatizacja i Nasiennictwo 24 (4), 307-314
- SCHLEGEL, R., Z. ZARIPOVA and A. J. SHCHAPOVA, 1980: Further evidence on wheatrie chromosome pairing in F_1 -triticale x wheat hybrids. Biol. Zentralblatt 99, 585-590
- SCHLEGEL, R. and B. S. GILL, 1984: N-banding analysis of rye chromosomes and the relationship between N-banded and C-banded heterochromatin. Can. J. Genet. Cytol. 26, 765-769
- SCHLEGEL, R. und J. FRIEDRICH, 1975: Erste Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-markierter Chromosomen des diploiden Roggens (*Secale cereale* L.). Biol. Rundschau 13, 300-304
- SCHLEGEL, R. and H. HÜLGENHOF, 1984: Heterochromatin aberrations in chromosomes of hexaploid triticale and their effects on cytological and morphological features. 3rd EUCARPIA Cereal Meeting on Triticale, Clermont-Ferrant
- SENF, G., K. SKIEBE und A. BORNSCHEIN, 1981: Entwicklung und zytogenetische Analyse neuartiger 4x-Triticale. Arch. Züchtungsforsch. 11 (1), 29-42
- SINGH, R. J. and T. LELLEY, 1975: Giemsa banding in meiotic chromosomes of rye, *Secale cereale* L. Z. Pflanzenzüchtung 75, 85-89
- SINGH, R. J. and G. RÜBBELEN, 1975: Comparison of somatic Giemsa-banding pattern in several species of rye. Z. Pflanzenzüchtung 75, 280-285
- SYBENGA, J., 1983: Rye chromosome nomenclature and homoeologous relationships, workshop report. Z. Pflanzenzüchtung 90, 297-304
- SZIGAT, G., 1980: Triticale-Roggen-Kreuzungen und deren Nachkommen-schaften. Tag.-Ber., Akad. Landwirt.-Wiss. DDR, 171, 45-49
- SZIGAT, G. und G. KISTNER, 1979: Über bisherige Ergebnisse der Kreuzung von Triticale mit Roggen. Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, 143, 39-48
- TARKOWSKI, C. and G. STEFANOWSKA, 1972: Chromosome morphology in the genome of rye *Secale cereale* and in triticale 6x and 8x. Genetica Polonica, Vol. 13, 1, S. 83-89

- THOMAS, J., and P. J. KALTSIKES, 1974: A possible effect of heterochromatin on chromosome pairing. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71, 2787-2790
- 1976: The genome origin of the unpaired chromosomes in triticale. Can. J. Genet. Cytol. 18 (4), 687-700
- THOMAS, J. B., P. J. KALTSIKES, J. P. GUSTAFSON and D. G. ROUPAKIAS, 1980: Development of kernel shrivelling in triticale. Z. Pflanzenzüchtung 85 (1), 1-27
- VARGHESE, J. P. and T. LELLEY, 1983: Origin of nuclear aberrations and seed shrivelling in triticale: a re-evaluation of the role of C-heterochromatin. Theoretical and Applied Genetics 66, 159-167
- VOSA, D. G., 1974: The basic karyotype of rye (*Secale cereale*) analysed with Giemsa and fluorescence methods. Heredity 33 (3), 403-408
- VRIES, J. M., de and J. SYBENGA, 1976: Identification of rye chromosomes: the Giemsa banding pattern and the translocation tester set. Theoretical and Applied Genetics 48, 35-48
- WEBER, E., 1972: Grundriß der biologischen Statistik, G. Fischer Verlag Stuttgart, 7. Auflage
- WEIMARCK, A., 1975: Heterochromatin polymorphism in the rye karyotype as detected by the Giemsa C-banding technique. Hereditas 79, 293-300
- ZERNEKE, F., 1983: Identifizierung der Roggenchromosomen in der 6x-Triticale-Sorte 'Bokolo' mittels Giemsa-C-Banding. Arch. Züchtungsforsch. 13 (2), 89-94
- ZIAUDDIN, A. and K. J. KASHA, 1982: Giemsa-C-band identification of rye chromosomes in some advanced lines of winter triticale. Can. J. Genet. Cytol. 24, 721-727
- ZIEGLER, D.-J., 1985: Introgressionsversuche mit *Agropyron elongatum* ($2n = 14$) zur Verbesserung von Triticale. Dissertation, Freie Universität Berlin
- ZILLINSKY, F. J., 1979: The influence on chromosome substitutions on some agronomic characteristics of hexaploid triticale. Proc. EUCARPIA Meeting on Triticale, Radzikow, Poland. In: Hodowla Róslin Aklimatyzacja i Nasiennictwo 24 (4), 383-388

Herrn Prof. Dr. K.-D. Krolow spreche ich meinen herzlichen Dank für die Überlassung des Themas, für seine hilfreichen Ratschläge und seine jederzeit gewährte Unterstützung für diese Arbeit aus.

Herrn Prof. Dr. H. Nöthel danke ich dafür, daß ich seine Röntgenanlage benutzen konnte und er mir bei der Durchführung der Bestrahlung geholfen hat.

Dem Fotografen, Herrn E. Middendorf, danke ich für seine großzügige Unterstützung und Hilfe bei den Arbeiten in der Dunkelkammer.

Gleichfalls möchte ich meiner Arbeitsgruppe und allen Mitarbeitern des Instituts für Angewandte Genetik für ihre Hilfe danken.

LEBENS LAUF

Name: Lehmann, Cornelia

Geboren: 29. Mai 1952 in Berlin-Neukölln

Schulausbildung: 1959 - 1965 11. Grundschule in
Berlin-Lichterfelde
1965 - 1972 Tannenbergsschule (Gymnasium)
in Berlin-Lichterfelde
Abitur Januar 1972

Studium: SS 1972 - SS 1979 Freie Universität Berlin,
Fachbereich Biologie
Diplomprüfung 5. Oktober 1979

Berufliche
Tätigkeiten: 1977 - 1980 Tutorin am Institut für Pflanzen-
physiologie der Freien Universität
Berlin
seit
April 1980 Wissenschaftliche Mitarbeiterin
am Institut für Angewandte
Genetik der Freien Universität
Berlin

